S 6072
- 38 -

FAUNE DE MADAGASCAR

Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

38

ARACHNIDES ARAIGNÉES
Araneidae Gasteracanthinae

par

Michel EMERIT
Agrégé de l'Université, Docteur ès Sciences
Université de Montpellier II

Volume honoré d'une subvention de l'AUPELF
(Association des Universités
partiellement ou entièrement de langue française)

ORSTOM CNRS
Paris
1974

Source : MNHN, Paris

FAUNE DE MADAGASCAR

Collection fondée en 1956 par M. le Recteur Renaud PAULIAN
Recteur de l'Académie de Bordeaux
(alors Directeur adjoint de l'IRSM)

Comité de patronage

M. le Dr Rakoto RATSIMAMANGA, membre correspondant de l'Institut, Paris. — M. le Ministre de l'Education nationale, Tananarive. — M. le Président de l'Académie malgache, Tananarive. — M. le Recteur de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Professeur de Zoologie de l'Université de Madagascar, Tananarive. — M. le Directeur général du CNRS, Paris. — M. le Directeur général de l'ORSTOM, Paris.

M. le professeur Dr J. MILLOT, membre de l'Institut, fondateur et ancien directeur de l'IRSM, Paris. — M. le professeur R. HEIM, membre de l'Institut, Paris.

M. les professeurs A. S. BALACHOWSKY, membre de l'Institut, Paris ; A. CHABAUD, Paris ; C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Paris ; J. GUIBÉ, Paris ; P. LEHMAN, Paris ; J.-M. PÉRÈS, Marseille ; M. RAKOTOMARIA, Tananarive.

Comité de rédaction : M. R. PAULIAN, Président, MM. C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, P. DRACH, A. GRJEBINE, J.-J. PETTER, G. RAMANANTSOAVINA, P. ROEDERER, P. VIETTE (secrétaire).

Les volumes de la « Faune de Madagascar », honorés d'une subvention de la République Malgache, sont publiés avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique et de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.

Source : MNHN, Paris

S 60 #2
-38-

FAUNE DE MADAGASCAR

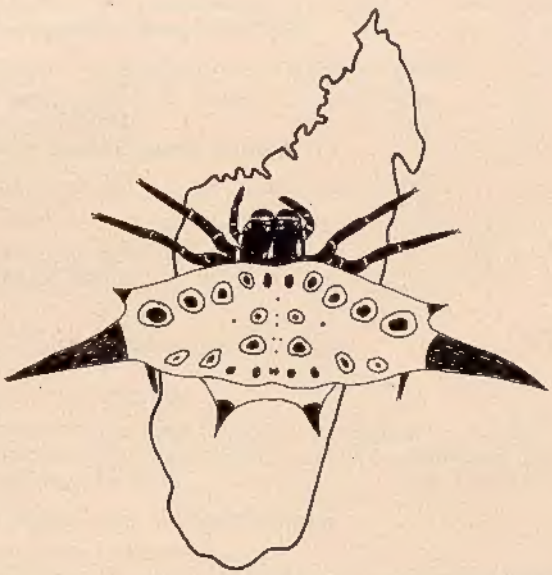
Publiée sous les auspices du Gouvernement de la République Malgache

38

ARACHNIDES ARAIGNÉES
Araneidae Gasteracanthinae

par

Michel EMERIT
Agrégé de l'Université, Docteur ès Sciences
Université de Montpellier II



Volume honoré d'une subvention de l'AUPELF
(Association des Universités partiellement ou entièrement de langue française)

ORSTOM CNRS
Paris
1974

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
Paris

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 5

INTRODUCTION 7

1. Historique 7
2. Matériel employé et importance du groupe 9

I. Méthodologie taxonomique

1. MORPHOLOGIE D'UN TYPE DE GASTÉRACANTHE 13
   a. Le corps 13
   b. Les pattes 16
   c. Variations de la morphologie au cours du développement 16
   d. Points de repères morphologiques 17
2. LES CRITÈRES DE BIOMÉTRIE OPISTHOSOMIENNE 18
   a. Principes généraux de l'analyse biométrique 18
   b. Rapports utilisés 20
   c. Déformations du réseau structural 21
3. LES VARIATIONS DE LA TRICHOBOTHRIOTAXIE 22
4. LES CARACTÈRES TAXONOMIQUES QUALITATIFS 23
   a. Caractères morphologiques 23
   b. Caractères biologiques 24

II. Systématique et évolution morphologique

1. DÉFINITION DU GROUPE 25
   A. Caractères communs à toutes les *Araneidae* 25
   B. Caractères communs à toutes les Gastéracanthes *s. l.* 26
   C. Clé des sous-familles 26
2. CLASSIFICATION DES *Gasteracanthinae* 27
   A. Clé générique des femelles 27
   B. Clé générique des mâles de Madagascar et des îles voisines 31
3. ETUDE DES GENRES ET DES ESPÈCES 32
   A. Genre *Augusta* 32
   B. Genre *Isoxya* 41
      a. *I. mahafalensis* 43
      b. *I. cowani* 49

Source : MNHN, Paris

c. *I. reuleri* 51
d. *I. milloti* 55
C. Genre *Thelacantha* 57
D. Genre *Acrosomoides* 61
E. Genre *Madacantha* 66
F. Genre *Gasteracantha* 71
a. *G. sanguinolenta* 77
— *G. s. insulicola* 81
— *G. s. andrefanae* 83
— *G. s. bigoti* 84
— *G. s. mangrovae* 87
— *G. s. legendrei* 89
b. *G. rhomboidea* 90
— *G. rh. madagascariensis* 91
— *G. rh. comorensis* 95
— *G. rh. rhomboidea* 97
c. Le cas de *G. rufithorax* 97
d. *G. clarki* 101
e. *G. versicolor (G. v. formosa, G. v. avaratrae)* 103
f. *G. thorelli* 111
G. Genre *Pronous* 115

4. PRINCIPAUX TRAITS DE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE 116
A. Colorations et décors 117
B. Morphogenèse des épines abdominales 120
C. Esquisse phylogénique 122

III. Biologie et biogéographie

1. BIOLOGIE DE *Gasteracantha versicolor* 125
A. Habitat de l'espèce 125
a. Les biotopes forestiers 125
b. Les facteurs écologiques (température et régime pluviométrique, lumière, rôle des essences botaniques) 127
B. La toile 130
a. Caractéristiques et construction (relations métriques, construction, le problème du moyeu ouvert, les ornementations) 130
b. Facteurs de la construction 133
c. Destruction de la toile 135
C. La mue 137
a. Exuviation de la larve 137
b. Exuviation de la nymphe 138
D. Défense contre les prédateurs 140
E. La capture des proies 142
F. Les inquilins 142
G. Biologie sexuelle 143
a. Apparition des mâles et femelles mûrs 143
b. L'accouplement 144

Source : MNHN, Paris

H. La ponte 146
a. Le cocon 146
b. Déterminisme de la ponte 149

2. BIOLOGIE DES AUTRES GASTÉRACANTHES 152

A. Les biotopes 152
a. Forêts de l'Est et du Centre 152
b. Une forêt du Sambirano : la forêt de Lokobe 153
c. La forêt de l'Ouest 154
d. La mangrove côtière 154
e. Le bush arboré du Sud 155

B. Ethologie 156
a. Caractéristiques de la toile 156
b. Inquilins 156
c. Défense contre les prédateurs 157
d. Exuviation 157
e. Biologie sexuelle et reproduction 159

3. BIOGÉOGRAPHIE 160

A. Historique 160

B. Les lacunes faunistiques de Madagascar 162

C. Les contrastes de faunes 163

D. Biogéographie continentale du genre *Gasteracantha* 163

E. Origines du peuplement en Gastéracanthes de Madagascar 166

F. Les impasses de la spéciation insulaire malgache 167

G. Origine du peuplement océanique de l'Océan Indien 171
a. Influences malgaches 171
b. Influences africaines 173
c. Influences asiatiques 175

H. Conclusions 175

BIBLIOGRAPHIE 177

PLANCHES 186

INDEX MORPHOLOGIQUE 211

INDEX SYSTÉMATIQUE 213

Source : MNHN, Paris

AVANT-PROPOS

Il peut paraître paradoxal que de toutes les Araignées malgaches dont la variété est si grande, les deux seuls groupes qui aient été étudiés dans le cadre de « La Faune de Madagascar » soient constitués, l'un par les *Archaeidae* (1), l'autre par les Gastéracanthes.

Si les *Archaeidae* malgaches sont d'aspect excessivement discret ce qui explique que leur découverte soit relativement récente, les Gastéracanthes sont au contraire des animaux très voyants, et qui, pour cette raison, ont été abondamment récoltés et figurent dans les collections des muséums depuis le XVIIe siècle.

En 1948, J. MILLOT signalait l'existence de 12 espèces de Gastéracanthes malgaches, mais il n'en entreprit pas l'étude ultérieure, bien qu'il eut récolté un très abondant matériel, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris ; ce sont surtout ces riches collections, auxquelles s'ajoutent des récoltes personnelles d'égale importance, qui m'ont permis de réaliser la présente faune ; de nombreuses récoltes historiques, quelquefois inédites bien que quasi séculaires, ont également été étudiées à cette occasion.

Ni la clef des Gastéracanthes africaines de P. L. G. BENOIT (1962 *a*) ni la clef générale des Gastéracanthes mondiales de F. DAHL (1914) ne couvre l'ensemble des espèces malgaches. Il était nécessaire de combler cette lacune, et je me suis heurté à l'extrême variabilité de ces Aranéides, qui en rend l'étude si difficile, voire impossible, par les méthodes systématiques classiques. Pourtant, un matériel si abondant, si bien représenté par de grandes séries dans les collections des muséums se prêtait à merveille à une étude moderne fondée sur les caractères biométriques des populations. Un tel travail n'ayant jamais été entrepris chez des Gastéracanthes, je l'ai mené à bien chez les espèces de Madagascar et des îles voisines, en reprenant les caractères mêmes qui avaient été utilisés par les autres en systématique classique. Recherches fastidieuses, certes ! mais qui constituent le seul moyen valable d'analyse de groupes complexes à forte variabilité. De nombreux Arachnologistes, comme J. A. L. COOKE (1965), W. ENGELHARDT

(1) R. LEGENDRE, 1970, Faune de Madagascar, XXXII.

Source : MNHN, Paris

(1964), M. GRASSHOFF (1968) les entreprennent actuellement sur d'autres groupes.

La systématique biométrique n'est malheureusement pas d'un usage facile et la présente faune ne la reprendra pas en détail ; le lecteur est prié, à cet effet, de consulter un précédent travail (M. EMERIT 1969) dont une grande partie est par ailleurs, reprise ici, bien que légèrement modifiée et complétée par des recherches plus récentes.

Des critères nouveaux fondés sur la biologie, l'éthologie et l'écologie sont définis et s'ajoutent à l'étude de la variabilité des populations, sans que, pour autant, les méthodes traditionnelles d'analyse systématique ne soient négligées (comme l'étude, inédite, de la variabilité des épigynes).

Le présent travail n'eut pas été réalisable sans une bonne connaissance du milieu. Est-il besoin de souligner que jusqu'en 1969, on ne savait que peu de choses sur la biologie des Gastéracanthes ? Les cycles, la vie sexuelle, les développements embryonnaires et post-embryonnaires étaient inconnus. Aucun élevage, en outre, n'avait été réussi. La quasi totalité des données publiées dans cette faune provient de travaux personnels, entrepris sur le terrain de 1960 à 1965, et d'observations à partir d'un élevage complet de l'espèce *Gasteracantha versicolor* (Walck.).

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

1. Historique

La plus ancienne Gastéracanthe connue date du début du XVIIIe siècle. J. Petiver, en effet, signale en 1702 l'existence d'une « *Araneus luzon testaceus trilunatus* » qui n'est autre que l'actuelle *Thelacantha brevispina* de l'île de la Réunion ; il n'y a pas à s'en étonner puisque l'Isle de Bourbon était un domaine activement prospecté par la Compagnie des Indes orientales.

Diverses Gastéracanthes furent décrites au XVIIIe siècle et au début du XIXe siècle sous les noms d'*Aranea* et de *Plectana*. Ainsi, la Gastéracanthe malgache la mieux connue fut signalée pour la première fois par C. A. Walckenaer en 1841 et baptisée : *Plectana versicolor*. C'est seulement en 1864 que E. Simon en fit une *Gasteracantha*.

Ce genre *Gasteracantha* fut créé par P. A. Latreille dès 1831. Depuis, il n'a cessé de donner des difficultés aux systématiciens, puisqu'il a été, à un moment ou l'autre de son histoire, scindé en 32 genres, dont la plupart sont tombés en synonymie.

On peut distinguer trois grandes étapes dans nos connaissances des Gastéracanthes.

La première s'étend de 1831 à 1914. C'est l'époque des grands traités faunistiques et des descriptions d'espèces. En 1841, C. A. Walckenaer, dans son « Histoire naturelle des Insectes aptères » ne signale, parmi les Plectanes qu'il énumère, que deux espèces malgaches. En 1863, paraît l'important travail de A. Vinson : « Aranéides de la Réunion, Maurice et Madagascar », où sont décrites cinq Gastéracanthes.

E. Simon en 1864, dans son « Histoire naturelle des Aranéides » établit la première classification naturelle de la sous-famille, fondée sur des critères opisthosomiens, principalement sur la forme et la disposition des épines. Il sépare les *Isoxya* des *Gasteracantha* et subdivise ce dernier genre en cinq sous-genres. En 1895, dans une classification beaucoup plus complète, il renonce à scinder le genre et à isoler les *Isoxya*. Il distingue alors 19 groupes d'espèces parmi les 200 espèces de Gastéracanthes connues à cette époque (dont 13 pour Madagascar et les Mascareignes).

Entre temps, plusieurs Arachnologues ont complété les listes des

Source : MNHN, Paris

Gastéracanthes des Iles de l'Océan Indien occidental : citons A. G. BUTLER (11 espèces décrites, 1873), O. Pickard CAMBRIDGE (1879) (3 espèces), H. LENZ (1886, 1891) (3 espèces), E. KEYSERLING, T. THORELL, F. KARSCH, E. STRAND.

En 1914, F. DAHL bouleverse la systématique du groupe : en plus de la position et de la forme des épines opisthosomiennes utilisées par E. SIMON, il se sert de la topographie sigillaire comme critère taxonomique. Cette taxonomie se simplifie par la mise de nombreuses espèces en synonymie. Elle se complique par la création de 15 genres, produits de l'émiettement des *Gasteracantha* (2).

F. DAHL décrit en tout 75 Gastéracanthes, dont 9 espèces de Madagascar et des Mascareignes, et il étudie pour la première fois la phylogenèse et la biogéographie mondiale de ces Araignées. En 1921, il dresse, dans un ouvrage de synthèse, une carte où il précise les migrations qui, selon lui, expliquent la répartition actuelle des espèces américaines et asiatiques. Les idées de cet auteur sont encore en grande partie valables.

Après F. DAHL, peu d'Arachnologistes s'intéressent aux Gastéracanthes. A Madagascar toutefois, J. MILLOT prospecte une grande partie de l'Ile. Dans une mise au point parue en 1948, il dénombre 12 espèces malgaches et insiste sur l'importance de l'endémisme insulaire.

En 1942, F. ROEWER établit un catalogue des Araignées dans lequel il simplifie la classification des Gastéracanthes : la sous-famille des *Gasteracanthinae* comprend quatre groupes : les *Gasteracantheae*, les *Xylethreae*, les *Tecmessae* et les *Micratheneae*. Les *Gasteracantheae* ne comprennent que deux genres, un petit genre monospécifique amazonien (*Encyosaccus*), et le genre *Gasteracantha* qui regroupe tout ce que F. DAHL a décrit. Cette simplification est motivée par le fait que F. DAHL a commis des erreurs : influencé par ses conceptions biogéographiques, il a séparé les espèces de l'ancien et du nouveau monde en deux genres artificiels, et le reste de son découpage générique paraît abusif. En 1957, P. BONNET adopte pour son « *Bibliographia araneorum* » la même attitude que F. ROEWER. Son ouvrage monumental reste un guide indispensable pour se diriger dans la jungle des synonymies.

En 1962 *a*, dans une importante monographie consacrée aux Gastéracanthes africaines, suivie de deux travaux annexes (1962 *b*, 1964), P. L. G. BENOIT révise la classification du groupe. Il réhabilite un certain nombre de genres de F. DAHL, sépare de nouveau les *Isoxya* des autres Gastéracanthes, et crée un genre nouveau, *Gastroxya*, composé d'espèces toutes inédites.

En 1964 et 1969, j'ai montré, chez *Gasteracantha versicolor*, que l'étude du nombre et de la répartition des trichobothries sur les appendices peut

(2) Certains d'entre eux étant d'anciens sous-genres d'E. SIMON, d'A. G. BUTLER ou de F. KARSCH réhabilités.

Source : MNHN, Paris

permettre de déterminer le stade de développement de l'animal, et que si on l'étend aux diverses Gastéracanthes, il est possible de tenter d'établir une classification phylogénique du groupe, classification qui s'appuie sur des critères morphologiques (forme du prosoma, croissance dysharmonique de l'opisthosoma) et biogéographiques. En 1971, à la suite d'une hiérarchisation des caractères phylogéniques, j'ai remanié la classification des Gastéracanthes sous la forme qui sera présentée dans ce mémoire. A l'exception d'une espèce d'*Isoxya*, tous les types systématiques qui y figurent sont signalés pour la première fois dans une thèse de doctorat d'Etat, tirée en offset en 1969, dans laquelle je révise la classification des Gastéracanthes de Madagascar et des îles voisines. Toutefois, à la suite d'une étude inédite des appareils génitaux, la position systématique de certaines sous-espèces est légèrement modifiée ici.

La presque totalité des travaux relatifs aux Gastéracanthes porte sur la taxonomie et la morphologie externe. L'anatomie interne, dont on ne peut vraiment se passer dans une étude sérieuse de systématique, commence à peine à être connue chez ces animaux. Signalons les travaux de E. LAMY (1902) sur les trachées ; de W. CROME (1955) sur la musculature de l'opisthosoma ; de H. WIEHLE (1967) sur l'appareil génital ; de H. NEMENZ (1963) sur le tégument ; de M. EMERIT (1967, 1969, 1970 *b*, 1972) sur le système nerveux et l'histologie de l'appendice. Quant à l'éthologie, elle ne figure que dans quelques observations éparses dans la littérature aranéologique, avant que des travaux personnels (M. EMERIT, 1965, 1967, 1968, 1969, 1970 *a*), repris ici, n'aient permis de la préciser.

2. MATÉRIEL EMPLOYÉ ET IMPORTANCE DU GROUPE

Au sein des Aranéides, les Gastéracanthes ne constituent qu'une sous-famille des *Araneidae* selon certains auteurs (F. DAHL, E. SIMON), tout au plus un super-genre selon d'autres (J. MILLOT). Il s'agit pourtant d'un groupe important, qui présente une répartition pantropicale très vaste, allant de l'Australie à l'Amérique du Sud et comprend une multitude d'espèces décrites dont la liste, accompagnée de la bibliographie de référence, n'atteint pas moins de quarante pages dans le « *Bibliographia araneorum* » de P. BONNET (1957). Quant à la systématique, le nombre même de travaux publiés témoigne de sa complexité. Il existe dans le « *Bibliographia araneorum* », synonymes compris, 467 espèces rattachables au genre « *Gasteracantha* » dont plus d'une centaine sont reconnues valables.

Le matériel utilisé pour cette étude ou signalé de Madagascar et des îles voisines provient des sources suivantes ([3]) :

---

(3) Je remercie ici MM. les conservateurs des Muséums qui m'ont ouvert leurs collections ou communiqué des renseignements sur leurs fonds.

Source : MNHN, Paris

COLLECTIONS PARTICULIÈRES :

— récoltées et partiellement déterminées par J. MILLOT (fonds très important),

— récoltées par R. LEGENDRE (assez important),

— récoltées et déterminées par M. EMERIT (fonds très important) auquel s'adjoignent des récoltes de MM. E. R. BRYGOO, M. PELLETIER, CH. DOMERGUE, P. GRIVEAUD, J. DUFLOS, B. CHAREZIEUX, Y. THEREZIEN... (spécimens portant un numéro précédé du sigle *CEM*).

— récoltées à Tuléar par L. BIGOT (importantes numériquement, pour la seule sous-espèce *Gasteracantha sanguinolenta bigoti*).

COLLECTIONS DES MUSÉUMS ET INSTITUTS SUIVANTS (en italique, le sigle de leur nom) :

(*MNHN*) — Muséum national d'Histoire naturelle, Paris :

Constitue la principale source de Gastéracanthes malgaches (en particulier, de nombreuses espèces déterminées par E. SIMON ; d'autres par J. MILLOT).

Fonds de E. SIMON, J. MILLOT, R. PAULIAN, P. VIETTE, et lots anciens de CH. ALLUAUD, P. CAMBOUÉ, L. CATAT, CH. COQUEREL, R. DECARY, G. GRANDIDIER, L. HUMBLOT, A. MOCQUERYS, R. OBERTHÜR, E. et P. PERROT, E. G. WATERLOT.

Diverses collections récoltées par le personnel de l'I. R. S. M. de Tananarive : J. MILLOT, ANDRIA ROBINSON, E. RAHARIZONINA, G. RANDRIANASOLO, P. SOGA, P. MALZY, J. ELIE.

(*BMNH*) — British Museum (Natural History), London :

Très importante collection d'espèces Est et Sud-Africaines, relativement pauvre pour Madagascar :

R. BECK, W. D. COWAN, C. FORSYTH MAJOR, GERVARD, E. KEYSERLING, KINGDON, J. WILLS.

Types de A. G. BUTLER, F. E. GUÉRIN MÉNEVILLE, E. KEYSERLING, R. I. POCOCK.

Importante série de la PERCY SLADEN TRUST EXPEDITION (1905), pour les îles Séchelles.

(*MRAT*) — Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren :

Très importantes collections pan-africaines, surtout congolaises ; un petit fonds malgache (M. EMERIT, donné en 1971).

(*HDEO*) — Hope Department of Entomology, University Museum, Oxford :

Collections malgaches d'O. PICKARD CAMBRIDGE, avec 5 types.

Source : MNHN, Paris

(*SMF*) — Natur-Museum und Forschung-Institut Senckenberg, Frankfurt a. M. :

Peu de Gastéracanthes malgaches, provenant des récoltes de C. EBENAU à Nosy Be. Des lots de l'île Maurice et de l'île Rodriguez (S. DANAU).

(*MCZ*) — Museum of Comparative Zoölogy, Harvard University, Cambridge, Massachusetts :

G. W. PECKHAM ; des lots de l'île Maurice (Cdt. PICKE).

(*ZMHU*) — Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin (DDR) :

Nombreuses séries africaines, collections moins importantes de Madagascar (dont Nosy Be) et Comores, provenant des fonds F. DAHL et E. STRAND.

(*NMP*) — Natal Museum, Pietermaritzburg :

Gastéracanthes Est et Sud-Africaines, dont espèces représentées à Madagascar. Un petit fonds malgache (M. EMERIT, donné en 1972).

(*PAN*) — Instytut Zoologiczny, Polska Akademia Nauk, Warszawa :

Fonds W. KULCZYNSKI : petit lot d'espèces africaines ; deux récoltes en provenance, l'une de l'île Maurice, l'autre de Nosy Be.

(*NRS*) — Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm :

Collection malgache, en partie indéterminée, du Dr KAUDERN, les déterminations étant faites par E. STRAND, 1908. Un fonds de T. THORELL, contenant 47 espèces de *Gasteracantha*, surtout asiatiques, mais pas de récoltes malgaches.

(*NMID*) — National Museum of Ireland, Dublin :

Collection WORKMAN contenant quelques Gastéracanthes malgaches.

(*MHNG*) — Muséum d'Histoire naturelle de la ville de Genève :

Des collections africaines d'espèces de *Gasteracantha* représentées à Madagascar.

(*RNHL*) — Rijksmuseum van naturlijke Historie, Leiden :

Gastéracanthes asiatiques de F. CHRYSANTHUS, à comparer avec les espèces de l'Océan Indien ; quelques Gastéracanthes malgaches.

(*ZSBS*) — Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München :

Un lot d'une vingtaine de *G. versicolor* Est-africaines.

Il est à noter que la source principale de Gastéracanthes malgaches reste pour le monde entier, le Muséum national, à Paris ; aucune collection n'en existe actuellement dans les pays de récolte, ni à Madagascar, ni à la

Source : MNHN, Paris

Réunion (où le fonds A. VINSON a certainement été détruit), ni à l'île Maurice (dont j'ai examiné récemment les collections d'Aranéides du Mauritius Institute) (4).

Par ailleurs, la disparition de collections anciennes, comme celles de C. L. KOCH, E. STRAND, ainsi que des types qui s'y trouvaient n'est pas sans compliquer la systématique du groupe.

Les deux espèces malgaches les plus fréquemment représentées dans les collections sont *Gasteracantha versicolor* (*G. v. formosa*) et *Gasteracantha rhomboidea* (*G. rh. madagascariensis*). Sur un total de plus de 3 000 individus examinés, le tableau suivant donne les proportions relatives des diverses espèces de Gastéracanthes étudiées. On notera le petit nombre de mâles (dont certains ne sont d'ailleurs pas mûrs), mais qui, pour la plupart, étaient inconnus avant 1967 (espèces marquées d'un astérique) :

ESPÈCES	Pourcentage total	Nombre de mâles différenciés
Gasteracantha versicolor formosa (5)	65,5	381
G. rhomboidea madagascariensis	9,5	10 (*)
G. sanguinolenta bigoti	5,1	22 (*)
Acrosomoides acrosomoides	3,1	5 (*)
Isoxya reuteri	2,8	20 (*)
Gasteracantha thorelli	1,9	7 (*)
Gasteracantha sanguinolenta insulicola	1,9	0
Isoxya cowani	1,6	5
Isoxya mahafalensis	1,4	17 (*)
Gasteracantha sanguinolenta andrefanae	1,3	0
G. rhomboidea comorensis	1,2	0
G. rhomboidea rhomboidea	1,0	0
Augusta glyphica	1,0	11 (*)
Gasteracantha sanguinolenta mangrovae	0,9	8 (*)
G. rufithorax, nigripes, sepulchralis E. S.	0,6	0
Thelacantha brevispina	0,4	0
Madacantha nossibeana	0,3	3 (*)
Gasteracantha sanguinolenta legendrei	0,2	0
G. versicolor avaratrae	0,2	0
G. clarki	0,1	0

(4) Grâce à l'amabilité de M. C. MICHEL, conservateur de ce muséum, qui a bien voulu les envoyer pour consultation à Montpellier.

(5) Dans le présent travail, toutes les Araignées malgaches nommées simplement « *Gasteracantha versicolor* » appartiennent à cette sous-espèce.

Source : MNHN, Paris

I. MÉTHODOLOGIE TAXONOMIQUE

La taxonomie des Gastéracanthes s'appuie sur des caractères qualitatifs et quantitatifs. Comme ces derniers sont de loin les plus utilisés actuellement, ils seront évoqués en premier, mais, avant de les définir, il est nécessaire de décrire un type morphologique que nous prendrons dans le genre *Gasteracantha*, et sur lequel seront fixés des points de repère topographiques.

1. Morphologie d'un type de Gastéracanthe

a. Le corps. — Comme chez toute Aranéide, le corps des *Gasteracantha* est constitué par un *prosoma*, articulé avec l'abdomen (ou *opisthosoma*) par un pédicule rétréci. Le prosoma se présente dorsalement sous la forme d'un bouclier (tergum), et ventralement, forme une pièce impaire, le *sternum*, qui est encadré, d'avant en arrière par la *pièce labiale*, les *lames maxillaires* (ou hanches des pédipalpes), les coxas des pattes locomotrices.

— Le bouclier prosomien de la femelle et des nymphes immatures est presque carré en projection verticale. Il est composé de deux parties externes nettement séparées par un sillon oblique : une *partie thoracique* (nomenclature de E. Simon, 1895, p. 835), occultée par le rebord antérieur de l'opisthosoma, et une *partie céphalique*, plus sclérifiée, qui porte 8 yeux sub-égaux, disposés en trois groupes, un médio-antérieur et deux latéraux, ces derniers situés chacun sur une petite proéminence. Chez le mâle, le prosoma est d'aspect piriforme en projection verticale. Le *sternum* a la forme d'un écusson pentagonal, dont le sommet s'amenuise entre les hanches de la quatrième paire de pattes.

— La partie supérieure de l'opisthosoma a une tendance générale à s'aplatir pour former une sorte de bouclier d'aspect vernissé, que E. Simon nomme « *scutum* » (1895) (on peut le nommer aussi « tergum ») (fig. 1, *B*). Le bord antérieur de ce bouclier aplati recouvre la partie postérieure du prosoma, tandis que son bord postérieur forme chez les nymphes âgées et les « adultes » un repli qui semble délimiter en apparence un post-abdomen.

— Le scutum porte des plaques, d'aspect caractéristique, servant à l'insertion des muscles abdominaux ; ces plaques sont larges, formées

Source : MNHN, Paris

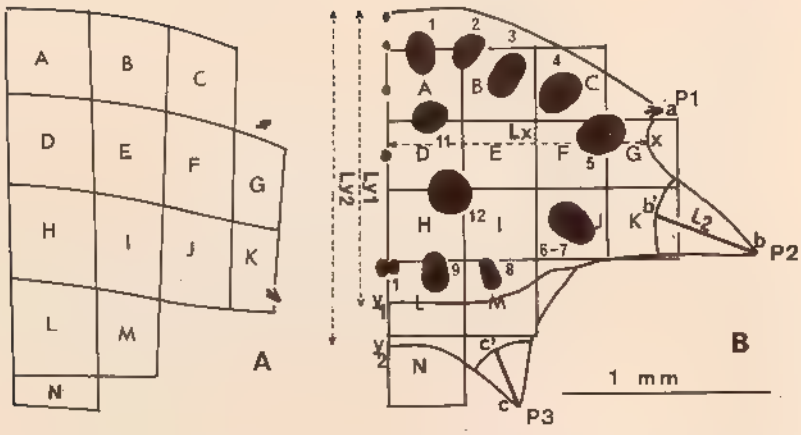


Fig. 1, réseau structural : A, réseau structural d'une troisième nymphe femelle de *Gasteracantha versicolor formosa*. — B, réseau de base, à mailles carrées, sur une quatrième nymphe de *Gasteracantha versicolor formosa* (*CEM 1770*, Ambohimanga, *M. Emerit*, 15.I.1963). Sigilles en noir avec numérotation sigillaire (note : les sigilles 6 et 7 ne se séparent qu'à partir du stade suivant). Cases du réseau désignées par des lettres.

d'une fossette centrale sur laquelle se fixent les fibres musculaires, et d'un rebord en bourrelet aplati. E. SIMON (1874, p. 3) les nomme « ocelles » ou « points calleux », cette dernière appellation étant reprise par J. MILLOT (1949, p. 593). O. PICKARD CAMBRIDGE (1879, p. 279) et E. SIMON (1895, p. 837) utilisent le terme de « *sigilles* », nom que je conserverai. Sur le scutum des Gastéracanthes on en dénombre en général 12 de chaque côté, disposés en trois lignes : une ligne antérieure que F. DAHL numérote sur un côté de 1 à 5 en partant du sigille médian ; une ligne postérieure, composée aussi de 5 sigilles (quelquefois 4) ; un trapèze médian, délimité par quatre gros sigilles qui servent d'insertion aux muscles latéro-cardiaques et à la première paire de muscles dorso-ventraux ; entre ce trapèze et les autres sigilles, dits marginaux, se trouve latéralement de chaque côté un petit sigille qui, bien que toujours présent, n'est pas utilisé en systématique, ce qui est également le cas de microsigilles dépendant du complexe péricardique, disposés le long de l'axe sagittal médian du scutum.

Sur la face ventrale, les sigilles sont petits, nombreux et disposés au creux de nombreux replis qui cernent concentriquement l'anneau des filières. Celles-ci sont tubuleuses, c'est-à-dire qu'elles sont saillantes et entourées d'un anneau chitineux (E. SIMON, 1895, p. 761). En avant des filières, on observe chez la femelle une bosse indurée, le *tubercule génital*. Cette bosse manque chez les *Isoxya*. Chez le mâle mûr, elle est remplacée par un bouclier génital.

Source : MNHN, Paris

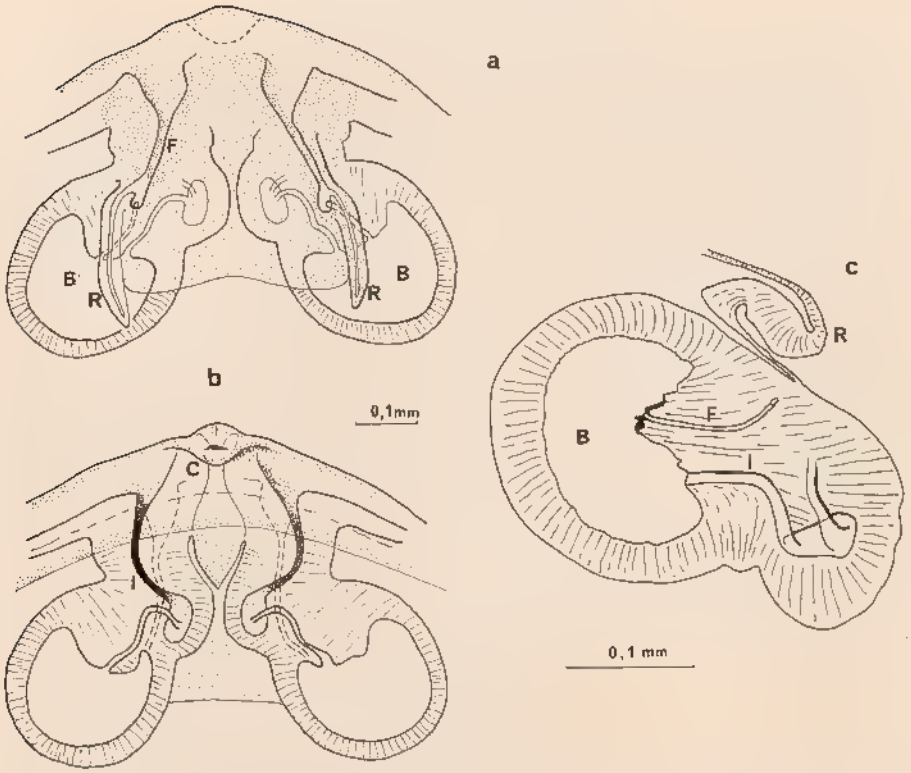


Fig. 2, vulve de *Gasteracantha versicolor formosa* : *a*, vue postérieure, selon le plan de la fente épigynaire. — *b*, vue antérieure. — *c*, coupe transversale d'une bourse copulatrice.

B : bourse copulatrice ; C : crochet de l'épigyne. — F : canal de fécondation ; I : canal d'introduction du sperme. — R : repli tégumentaire.

L'épigyne de la femelle, très simple, est muni d'une languette saillante formant une dent mousse (crochet), flanquée à sa base de deux replis aliformes qui délimitent antérieurement une partie basale, déprimée par deux fossettes génitales et dont le bord postérieur abrupt constitue la lèvre antérieure de la fente épigynaire. La *vulve* est, selon H. WIEHLE (1967), du type entélégyne avec un canal d'introduction du sperme dans les réceptacles séminaux et un canal de fécondation qui va à l'utérus externe (fig. 2).

Le bord latéral de l'opisthosoma se prolonge par trois paires d'*épines*, généralement bien développées chez la femelle adulte, les latérales (ou moyennes) étant les plus longues. Les postérieures sont insérées en arrière du repli scutal. Ces épines sont à peine indiquées chez le mâle et peuvent régresser, voire disparaître, chez certaines espèces. Elles manquent chez les premiers stades nymphaux et apparaissent progressivement au cours du développement.

Source : MNHN, Paris

b. LES PATTES. — Les pattes sont robustes, courtes, ressemblant à celles des *Araneus*. Elles sont désignées ici par les abréviations suivantes : Pd (pédipalpe), P_1 à P_4 (les quatre paires de pattes locomotrices, d'avant en arrière). L'équipement mécano-récepteur comprend des *poils simples*, couchés et coniques ; des *épines* coniques ; des *poils « dressés »*, fins, sans cupule basale (M. EMERIT, 1967) ; des *trichobothries* constituées par un poil dressé, fin, très mobile, inséré au creux d'une cupule aréolée.

La répartition et le nombre des trichobothries sur certains articles de la patte (trichobothriotaxie) ne permettent pas de séparer les diverses espèces de Gastéracanthes qui ont subi le même nombre de mues au cours de leur développement post-embryonnaire. Elles permettent par contre d'apprécier le stade de développement d'un animal de terrain, donc de déceler des différences dans le moment d'apparition de la maturité sexuelle de diverses espèces. Elles servent aussi à évaluer l'importance du dimorphisme sexuel, variable d'une espèce à l'autre. A défaut d'élevages comparatifs, l'analyse trichobothriotaxique constitue à l'heure actuelle le meilleur critère permettant d'établir une systématique fondée sur le développement post-embryonnaire (M. EMERIT, 1969). Les autres mécanorécepteurs de la patte ne sont pas utilisés en taxonomie, à l'exception d'épines de forme particulière, existant chez le mâle mûr (poils dits : « en radioles », en raison de leur ressemblance avec un piquant de *Cidaris*) (fig. 29, p. 77).

Les chélicères portent à leurs marges antérieure ([6]) et postérieure une rangée de dents dont le nombre a été utilisé en systématique des Gastéracanthes africaines. Ce critère n'a toutefois qu'une valeur statistique et doit être utilisé avec prudence.

Le *bulbe copulateur* du mâle est de forme complexe ; on y distingue au repos trois pièces sclérifiées : un embolus, un conducteur, une apophyse médiane (fig. 28, p. 76) ; on observe cette dernière par sa surface externe, qui se trouve, parallèlement à l'axe longitudinal du bulbe, dans un plan orthogonal à celui dans lequel sont inscrits embolus et conducteur.

c. VARIATIONS DE LA MORPHOLOGIE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE. — L'œuf des Gastéracanthes éclot en donnant une larve, à aspect de petite araignée dépigmentée, dépourvue de poils et autres mécanorécepteurs, à yeux rudimentaires, chélicères à marges simples, griffes tarsales simples non dentées, abdomen globuleux sans épines, à segmentation apparente et à filières rudimentaires non tubuleuses. Il est impossible de distinguer taxonomiquement les larves des diverses espèces.

Le stade larvaire est suivi d'une succession de stades nymphaux séparés par des mues, la dernière nymphe donnant l'adulte par apparition

(6) La *marge antérieure* correspond à la *marge 1* de P. L. G. BENOIT et à la *marge supérieure* de E. SIMON.

Source : MNHN, Paris

des caractères sexuels primaires. L'essaimage ayant lieu dès la première nymphe, il est possible de trouver sur le terrain tous les stades nymphaux, mais les plus âgés sont de loin les plus fréquents. Ces nymphes ont un aspect aranéidien : corps chitinisé, poils et mécanorécepteurs présents, en nombre croissant de nymphe en nymphe, griffes tarsales, yeux, chélicères, filières ressemblant à ceux de l'adulte. Les décors et épines de l'abdomen apparaissent progressivement au cours du développement ; ces dernières manquent chez la première et la deuxième nymphe, sont indiquées par des angles chez la troisième nymphe et le mâle adulte, augmentent progressivement de longueur chez les nymphes successives de la série femelle.

Les premières nymphes sont sexuellement indifférenciées. A un stade nymphal donné (la 3e nymphe chez *Gasteracantha versicolor*) apparaissent chez le mâle des ébauches de caractères sexuels (bulbes copulateurs formant deux boules indifférenciées). Le stade suivant est celui de la maturité sexuelle du mâle (bulbes différenciés, prosoma en forme de poire, décor opisthosomien, poils « en radioles »).

La femelle n'est mûre que plus tard dans le développement (après la 6e nymphe chez *G. versicolor*) : c'est à ce moment-là, en effet, qu'apparaissent l'épigyne et des bourses copulatrices.

d. LES POINTS DE REPÈRE MORPHOLOGIQUES (fig. 1, *B*). — Les points de repère utilisés en topographie quantitative sont surtout pris sur le scutum. On définit ainsi :

— L'extrémité des épines 1, 2, 3, nommée a, b, c.

— La base a', b', c' des mêmes épines ; il s'agit du milieu apparent du socle de l'épine, à l'endroit où celui-ci se détache du bord latéral de l'opisthosoma ; cette limite coïncide souvent, mais pas toujours, avec la base colorée de l'épine proprement dite.

— Un point x, très utilisé par F. DAHL, situé sur le bord latéral antérieur de l'opisthosoma, juste entre les épines 1 et 2.

— y_1 : intersection de l'axe longitudinal médio-dorsal de symétrie de l'opisthosoma et de son bord postérieur, juste en arrière de la ligne postérieure des sigilles s_6 s_{10}, et en avant des épines 3. C'est le bord du pli opisthosomien, délimitant en avant ce que E. SIMON nomme le scutum.

— y_2 : intersection du même axe et du bord postérieur libre de l'opisthosoma, juste entre les épines 3.

— s_1 à s_{12} : centres des sigilles du scutum opisthosomien visibles en vue dorsale, selon leur nomenclature classique, qui ne reflète pas la métamérie sigillaire réelle, mais sera conservée ici pour des raisons pratiques ; chaque moitié de l'opisthosoma porte ainsi : une ligne antérieure de sigilles numérotés de 1 à 5 du centre vers la périphérie ; une ligne postérieure de sigilles, numérotés de 6 à 10 de la périphérie vers le centre (souvent les

Source : MNHN, Paris

sigilles 10 sont fusionnés) ; un trapèze médian, délimité par les sigilles 11 et 12 ; les distances intersigillaires sont mesurées à partir du centre des aréoles.

En ce qui concerne les pattes, la longueur des divers articles est mesurée le long de leur axe dorso-médian (dans la pratique, distance des deux extrémités du profil dorsal de l'article, la patte étant observée de côté). L'article de référence le plus facile à mesurer sans avoir à détacher la patte, est le tibia de P_1.

A partir de tous ces points de repère, il est possible d'entreprendre une analyse de biométrie opisthosomienne, puis une étude des déformations du réseau sigillaire et du profil de l'opisthosoma, selon la méthode des réseaux déformés de W. D'ARCY THOMPSON (1961).

2. LES CRITÈRES DE BIOMÉTRIE OPISTHOSOMIENNE

a. PRINCIPES GÉNÉRAUX DE L'ANALYSE BIOMÉTRIQUE. — La variabilité individuelle des Gastéracanthes est si grande qu'il est illusoire de tenter de réaliser une systématique à partir d'individus isolés. C'est pourtant ce qui a été fait par les systématiciens classiques. On constate par exemple que les séries qui ont servi à définir les espèces *Gasteracantha scapha* Gerstäcker 1873, *G. impotens* Gerst. 1873, *G. milvoides* Butler 1873, sont réduites à deux femelles, voire à un abdomen isolé.

Même F. DAHL, qui est pourtant le père de la systématique des *Gasteracanthinae*, a commis des erreurs dues à la méconnaissance de la variabilité réelle des populations : son découpage générique des Gastéracanthes vraies, fondé sur une dissymétrie de profil antérieur et postérieur des épines 2, est arbitraire. Les genres *Gasteracantha* et *Pachypleuracantha* sont artificiels, et doivent se ramener à un genre unique, comme l'a montré P. L. G. BENOIT (1962 *a*).

Aussi faut-il se montrer très prudent quand on dispose d'un échantillon, même composé d'un certain nombre d'individus. Rien ne prouve que des échantillons d'effectif plus considérable n'auront pas une variabilité plus marquée que le premier. Aucun découpage systématique ne pourra être considéré comme parfait s'il n'existe pas de nombreux échantillons, comprenant chacun plusieurs dizaines d'individus, provenant du même endroit. Cela n'est malheureusement pas le cas pour beaucoup de Gastéracanthes. Ainsi, chez les *Augusta*, j'ai observé deux individus très différents tant d'ailleurs par les proportions de leurs corps que par l'ornementation ; l'un provient de Maroantsetra (*CEM 2107*), l'autre de la région de Périnet (*CEM 1967*). Un ancien auteur en aurait certainement fait deux espèces distinctes, dont une nouvelle. Pourtant O. Pickard CAMBRIDGE écrivait avec clairvoyance, dès 1879 (p. 279) : « ... a series of examples, from the same locality leads me to suspect that there is a very great, and hitherto

Source : MNHN, Paris

not sufficiently recognized, difference in the absolute as well as relative length, strength and direction of the abdominal spines in the different individuals of the same species. *Gasteracantha formosa* Vinson is one instance of this ».

Il serait dangereux d'étudier la variation absolue d'un seul paramètre. En effet, nous avons vu que la taille d'un individu pouvait fluctuer énormément. Dans un échantillon de terrain, il existe d'abord un mélange de nymphes et d'adultes d'âge différent. Cet échantillon n'est absolument pas une image fidèle de la population de terrain ; il dépend des hasards de l'échantillonnage. On peut évidemment ne pas tenir compte de l'amplitude des ordonnées, mais ne retenir que les abscisses des maxima de la courbe obtenue. Celle-ci, normalement, devrait être polymodale, avec autant de modes qu'il existe de types de nymphes sur le terrain, mais elle se résout en une courbe monomodale par fusion des modes successifs. L'expérience ayant prouvé que, plus l'animal est âgé, plus il a des chances d'être capturé, la courbe obtenue est croissante jusqu'à un maximum qui correspond au mode de la femelle mûre.

En ne prenant que des femelles pourvues d'un épigyne développé, ce qui est souvent le cas des échantillons de Muséum, on obtient une courbe symétrique, monomodale ou bimodale (ce dernier cas se rencontre s'il existe une fluctuation sur deux stades du moment de la maturité sexuelle). Malheureusement, on ne peut rien conclure d'un décalage sur l'axe des abscisses entre les modes de deux courbes, obtenus de la même façon, à partir de deux échantillons venant de deux endroits différents. P. BONNET a montré en effet que les conditions de nutrition des Araignées agissaient sur la vitesse de croissance, et, par conséquent, sur la taille de l'adulte (1930, *b*, p. 123).

L'étude de la corrélation entre deux caractères quantitatifs donne de meilleurs résultats. Elle aboutit à la réalisation d'un nuage de points, dont la droite de régression donne une idée, par sa pente, des caractéristiques de la population. Si cette pente est différente pour deux échantillons, ceux-ci ont bien des chances de ne pas appartenir à la même espèce (ou sous-espèce). Si, par contre, les deux échantillons admettent la même droite de régression, mais si les premières femelles mûres observées pour le premier échantillon se trouvent dans une zone située plus loin le long de cette droite que dans le cas du deuxième échantillon, deux explications sont possibles : le décalage peut être dû à des différences génétiques entre les deux lots, mais il peut aussi être de nature purement somatique si l'un des lots, identique génétiquement à l'autre, a été nourri plus abondamment, donc accéléré dans son développement. Dans le cas des Gastéracanthes de terrain, on peut considérer qu'il existe en forêt de type équatorial une surabondance de proies, donc des conditions d'alimentation maximale, ce qui permet de considérer tout décalage graphique comme étant la conséquence d'une variation génotypique.

Source : MNHN, Paris

Les rapports quantitatifs seront sommairement définis dans la clé par la formule de leur droite de régression, avec précision du point d'apparition des premières femelles mûres.

b. RAPPORTS UTILISÉS. — Les rapports utilisés en biométrie de Gastéracanthes dérivent des paramètres suivants (7) :

— L_{y_1} et L_{y_2} : il s'agit respectivement de la distance séparant sur l'axe longitudinal médian dorsal de l'opisthosoma le bord antérieur libre de celui-ci et les points y_1 et y_2 définis plus haut. Il est possible de choisir indifféremment l'un ou l'autre de ces paramètres, qui caractérisent la croissance en longueur de l'opisthosoma (8).

P. L. G. BENOIT (1962 *a*, p. 51) utilise L_{y_2} dans sa taxonomie. L_{y_1} serait plus facile à mesurer dans la plupart des cas, puisqu'il n'y a pas besoin de modifier la mise au point du binoculaire, mais il est quelquefois difficile à apprécier chez les animaux très bien nourris. La « rostrocaudale », ou longueur du corps, du front au bord postérieur de l'opisthosoma, utilisée par G. KOLOSVARY en 1931, est un très mauvais critère chez les Gastéracanthes, le prosoma pouvant prendre une inclinaison variable par rapport à l'opisthosoma.

— L_x (demi-largeur de l'opisthosoma, mesurée sur une perpendiculaire à l'axe dorso-médian, qui passe par le point topographique x défini plus haut) caractérise la croissance en largeur de l'abdomen. F. DAHL (1914, p. 272, 276) utilise un paramètre s_3x qui est abandonné ici ; L_x présente sur s_3x l'avantage de caractériser une croissance totale en largeur, tout en éliminant la disposition des sigilles. La comparaison de L_x et L_{y_1} donne une idée plus évocatrice du gabarit réel de l'animal.

— L_1, L_2, L_3 : il s'agit de la longueur des 3 épines latérales opisthosomiennes, mesurée selon aa', bb', cc' (9). Le paramètre bx, utilisé par F. DAHL (1914, p. 272, 273) est abandonné ici, car il ne caractérise pas la longueur réelle de l'épine. Il arrive en effet souvent que celle-ci, représentée par une gaine renforcée de chitine colorée, au lieu de naître du bord même de l'opis-

---

(7) Il est bon de définir aussi quelques paramètres prosomiens : l_{th} (distance entre les yeux latéro-postérieurs) ; L_{th} (distance entre la pointe postérieure du sternum et le bord antérieur de la base des chélicères) ; r (longueur du rostre chez le mâle, ou distance de la ligne des yeux latéro-postérieurs à celle des yeux antérieurs médians) ; L_{st}, l_{st} (longueur et largeur du sternum).

(8) Ce choix ne serait pas indifférent si la distance $y_1 y_2$ dépendait de divers facteurs imprévisibles, comme l'état de réplétion de l'abdomen par exemple. Dans ce cas, le rapport L_{y_1}/L_{y_2} présenterait de fortes variations d'un individu à l'autre. Ce n'est pas le cas, car, à partir de 675 femelles mûres et immatures d'un mélange de 60 % environ de *Gasteracantha versicolor formosa* et de 40 % de *G. rhomboidea madagascariensis*, on obtient une corrélation excellente entre les deux variables, la régression présentant une linéarité parfaite (équation de la droite de régression : $L_{y_1} = 0{,}84\ L_{y_2} - 2{,}08$; covariance : 142,0 ; mesures en mm).

(9) Dans le cas d'une épine courbe, on prend la mesure selon la corde ($\overline{L_2}$) et selon l'arc constitué par l'axe longitudinal de l'épine ($\widehat{L_2}$).

Source : MNHN, Paris

thosoma, comporte une embase non colorée qui fait suite à l'épine sans en rompre la ligne de profil. Cette particularité apparaît vraisemblablement chez des animaux qui ont mué depuis un certain temps. bx tient compte de l'existence de cette embase, et non de la seule longueur de l'épine ; de plus, autre inconvénient, les bx des deux épines 2 ayant la même longueur, mais dont l'une s'est recourbée, sont différents.

— s_5 s_6 : la distance du centre des sigilles 5 et 6 est un bon paramètre pour apprécier le degré d'épaisseur des épines 2 à leur base.

A partir des paramètres ainsi définis, la systématique biométrique des Gastéracanthes malgaches s'appuie sur l'étude de la variation des rapports L_1/L_x, L_2/L_x, L_2/L_3, L_x/L_{y1}, L_2/s_5s_6.

En pratique, seule l'erreur de variation interne (définie par R. R. SOKAL en 1965, p. 343) intervient pour disperser, souvent de façon assez considérable, les distributions correspondantes : s'il en était autrement, on n'obtiendrait aucune étroite corrélation entre deux paramètres évalués, or c'est précisément le cas pour L_{y1}/L_{y2} malgré le très grand nombre d'individus mesurés. La remarquable constance de ce dernier rapport, quelle que soit l'espèce de *Gasteracantha* étudiée, prouve qu'il présente une valeur de critère à un niveau supraspécifique. Les autres rapports étudiés permettent par contre de séparer des espèces ou des sous-espèces au sein du genre *Gasteracantha*.

c. LES DÉFORMATIONS DU RÉSEAU STRUCTURAL. — Les sigilles du scutum constituent les points d'insertion des muscles abdominaux métamériques (W. CROME, 1955). Il est aisé de les homologuer d'un genre à l'autre chez les adultes des Gastéracanthes malgaches.

Pour ne pas subordonner une étude de croissance relative des diverses parties de l'opisthosoma à une interprétation théorique de la sigillotaxie, il est possible d'adopter une méthode graphique d'analyse de la croissance globale de l'abdomen, dérivée de celle utilisée par W. D'ARCY THOMSON en 1917 pour faire dériver des espèces de Poissons et de Primates les unes des autres. Cette méthode a été appliquée plus récemment à des Invertébrés (Crustacés et Hydraires, W. D'ARCY THOMSON, 1961), mais jamais à des Arachnides. Elle consiste à définir un type de base, dont la représentation de la surface dorsale de l'opisthosoma est couverte d'un quadrillage de référence. Il est facile ensuite de matérialiser les déformations de ce quadrillage sur des dessins correspondants d'abdomens d'autres animaux. Il suffit pour cela de tracer un réseau nommé « réseau structural » (M. EMERIT, 1969), dont les mailles cessent généralement d'être carrées et conservent avec les points de repère existants (sigilles, épines), les mêmes rapports que le quadrillage de référence. Le type de base choisi arbitrairement est une quatrième nymphe de *Gasteracantha versicolor*, animal qui paraît avoir, outre un réseau sigillaire bien net, une forme générale qui évoque déjà

Source : MNHN, Paris

l'adulte, mais sans présenter d'hypertélies au niveau des épines. De plus, le scutum opisthosomien est presque plat, ce qui évite des erreurs de mesure (fig. 1, *B*, p. 14). Si l'on se sert du réseau structural pour interpréter une nymphe plus jeune (troisième nymphe), il ne faudra pas perdre de vue que les déformations constatées sont inversées par rapport à celles qui surviennent normalement dans l'ontogenèse (fig. 1, *A*). Cette nymphe IV ne possède que 8 sigilles postérieurs, ce qui crée une difficulté d'interprétation de la sigillotaxie des stades supérieurs et des femelles adultes qui en ont 10 : un sigille postérieur a dû se dédoubler, vraisemblablement le sixième ([9 *bis*]), car le dédoublement de ce sigille est sans doute lié au développement des épines 2.

Chaque genre a son réseau structural typique, qui matérialise la croissance relative en surface de l'opisthosoma, et sert à l'étude de la macrosystématique du groupe.

3. Les variations de la trichobothriotaxie

Chez les Gastéracanthes, les trichobothries sont portées par le tibia et le basitarse des pattes et constituent pour chaque article deux groupes disposés sur deux « champs » de part et d'autre de la ligne médio-dorsale de l'article. La trichobothriotaxie de chaque patte peut être définie par une formule, qui est une fraction dont le numérateur concerne les trichobothries de la patte de gauche et le dénominateur celles de la patte de droite. La fraction est constituée pour chaque membre, par les nombres de trichobothries des champs suivants : postérieur du basitarse ([10]), antérieur du basitarse, postérieur du tibia, antérieur du tibia. On a ainsi une succession de 4 chiffres, groupés entre parenthèses en 2 couples par article. A partir des formules trichobothriotaxiques, un barème, établi pour *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1969, 1972) permet de déterminer le « niveau de développement » de l'animal ([11]). Pour chaque chiffre de la formule, le barème donne une cotation pour un ou plusieurs niveaux de développement possibles, désignés par des chiffres romains. Le cumul de ces cotations, pour l'ensemble d'une patte, puis pour toutes les pattes, permet de déterminer le niveau de développement le plus probable pour l'animal, c'est-à-dire celui qui s'est vu attribuer la cote cumulative la plus élevée.

(9 *bis*) Et non le septième ; les réseaux structuraux figurés ici sont, de ce fait, un peu différents dans leur partie postérieure, de ceux qui ont été donnés précédemment (M. EMERIT, 1969), ce qui d'ailleurs ne change rien à l'analyse phylogénique actuelle.

(10) Champ postérieur : situé vers l'arrière de l'animal, la patte étant écartée du corps.

(11) Qui est la meilleure approximation que l'on puisse faire du stade réel de développement de l'animal.

Source : MNHN, Paris

Les cartes trichobothriotaxiques des diverses espèces de Gastéracanthes étant très voisines, il est possible de leur appliquer par extrapolation l'analyse trichobothriotaxique établie pour *G. versicolor* et d'en comparer les mâles et femelles sexuellement mûrs dans un but taxonomique.

Les caractères morphologiques, fort utilisés par les anciens auteurs, portent essentiellement ici sur certaines particularités de forme du corps et des épines, sur la structure des organes copulateurs, sur les décors et colorations du prosoma, des pattes et du scutum.

D'autres caractères qualitatifs, plus récemment utilisés (M. EMERIT, 1969), font appel à la biologie de l'animal : forme du cocon, nature de l'appariement, biotope.

4. LES CARACTÈRES TAXONOMIQUES QUALITATIFS

a. CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES. — La forme et l'orientation des épines, non encore évaluées quantitativement, servent à séparer, mal d'ailleurs, les diverses *Isoxya* africaines et malgaches. Certaines espèces de Gastéracanthes ont des épines 2 caractéristiques : *Gasteracantha thorelli*, *Thelacantha brevispina*.

L'absence de certaines épines chez l'adulte est un critère à valeur tantôt générique, tantôt spécifique.

La présence ou l'absence d'un tubercule génital chez la femelle mûre permet de séparer la sous-tribu des *Isoxyina* de celle des *Gasteracanthina*. L'existence de filières tubulées jointe à la forme du prosoma, est un critère subfamilial pour les *Gasteracanthinae*. La forme de l'épigyne qui a été utilisée par F. CHRYSANTHUS pour séparer les espèces indo-malaises est difficile à utiliser dans ce but chez les *Gasteracantha* malgaches, en raison de sa forte variabilité intraspécifique. Ce n'est qu'au niveau générique que ce caractère présente une bonne valeur taxonomique ; il est toutefois utilisé ici pour séparer les espèces affines de la lignée *G. sanguinolenta-rhomboidea* ; l'organe est disséqué par découpage d'un volet, selon la méthode de H. W. LEVI (1965), mais contrairement au conseil de cet auteur, il est nécessaire dans le cas présent de le détacher complètement de l'animal en raison des difficultés de son observation *in situ*. La plaque épigynaire est coincée sous une minutie d'acier que l'on soude au fer d'électricien par sa base le long d'une minuscule cornière transparente, découpée dans l'angle d'une petite boîte en matière plastique. L'observation se fait sous alcool. Il est possible, en faisant glisser sur le fond concave d'une salière, la cornière préalablement mise de profil, d'orienter finement l'épigyne, même dans un plan transversal. Après étude, l'organe est retiré de son support et conservé dans un petit tube adjoint à l'échantillon principal, ce qui élimine tout risque de perte.

Le bulbe copulateur, porté par le pédipalpe du mâle, malgré sa grande

Source : MNHN, Paris

complexité, est encore peu utilisé en systématique des *Gasteracanthinae* ; toutefois, la forme de l'embolus est utilisée pour séparer les *Isoxyina* des *Gasteracanthina*. Il est pratique d'extraire le bulbe de son alvéole par section de l'hématodocha.

Les colorations et décors sont en général de mauvais caractères taxonomiques chez les Gastéracanthes, car ils présentent une variabilité très forte qui sera étudiée plus loin. On les utilise toutefois en liaison avec des localités où se sont différenciées de petites radiations adaptatives, comme les îles de l'Océan Indien.

b. CARACTÈRES BIOLOGIQUES. — Il est impossible d'utiliser les toiles à des fins taxonomiques. La présence ou l'absence d'un cimier, sorte de bandelette de soie épaissie soulignant le grand axe de l'opercule ovale de soie verte du cocon, permet de séparer les deux groupes *Gasteracantha versicolor*, et *G. rhomboidea-sanguinolenta*.

Le biotope présente une grande importance en systématique des Gastéracanthes malgaches. Certaines *Gasteracantha* sont de pures sous-espèces écologiques, car il est difficile de les différencier d'une sous-espèce voisine si l'on ne tient pas compte de la nature très particulière de leur habitat : ainsi en est-il des espèces de mangrove.

Source : MNHN, Paris

II. SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE

1. Définition du groupe

Les Gastéracanthes (*sensu lato*) appartiennent à la famille des *Araneidae* (ordre des Aranéides, sous-ordre des Aranéomorphes Entélégynes). Il s'agit en fait d'un regroupement artificiel de plusieurs sous-familles à évolutions convergentes. Seule, la sous-famille des *Gasteracanthinae* nous intéresse ici. Il est nécessaire d'en donner les caractères systématiques.

A. *Caractères communs à toutes les* Araneidae

Famille des **ARANEIDAE** Latreille 1806 ou **ARGIOPIDAE** Simon 1890 (12)

Prosoma formant dorsalement une carapace (ou bouclier), à profil antérieur légèrement convexe (rostre) ; à l'avant du prosoma, huit yeux peu inégaux formant deux lignes et répartis en trois groupes : un groupe médian de quatre yeux disposés en trapèze ou en carré et deux groupes de deux yeux latéraux contigus. Yeux antérieurs médians plus rapprochés du bord antérieur du bouclier prosomien que des yeux postérieurs médians.

Pièce labiale courte, rebordée en avant, plus large que longue.

Lames maxillaires droites, élargies et dépassant la pièce labiale à l'apex, avec une serrula marginale (bandelette striée transversalement).

Sternum en écusson ou en triangle ouvert vers l'avant.

— Chélicères verticales et parallèles, jamais divergentes, robustes ; le crochet, court, se replie dans une gouttière bordée par deux rangées de dents.

— Pattes robustes, à trois griffes tarsales. Chétotaxie constituée par des poils simples, des épines (plus épaisses que les précédents, arti-

(12) Ces deux noms sont également utilisés, le second plus courant dans les ouvrages français, le premier, plus correct selon H. W. Levi (1968).

Source : MNHN, Paris

culées et nettement coniques), des chémiorécepteurs, des trichobothries (filiformes, très mobiles, à large cupule basale), ces dernières manquant sur les tarses, les fémurs et les articles courts. Pas de poils sériés en peigne (calamistrum) sur le basitarse IV. Hanches IV généralement contiguës.

— Pédipalpe du mâle mûr portant un bulbe copulateur de forme complexe, logé dans une alvéole du tarse (cymbium). Cymbium portant à son extrémité proximale un prolongement (non séparé du reste) en crochet recourbé externe : le paracymbium (H. W. LEVI, 1968). Bulbe copulateur portant des pièces chitineuses spécialisées : apophyse médiane et apophyse terminale ; style subterminal.

— Opisthosoma : 6 filières ventrales ou subterminales, dont les postérieures tronquées droit ou à peu près au sommet, sont de taille voisine des antérieures. Pas de cribellum (petite plaque perforée en avant des filières).

Plaques chitineuses recouvrant les poumons (plaques épigastriques) striées.

— Ethologie : les *Araneidae* construisent des toiles géométriques, au centre desquelles se tient l'animal.

B. *Caractères communs à toutes les Gastéracanthes* sensu-lato

Partie dorsale de l'opisthosoma sclérifiée en un scutum rigide portant un réseau de larges ponctuations, ou d'aires arrondies ou polygonales déprimées (sigilles). Scutum souvent prolongé latéralement par de fortes épines marginales, symétriquement disposées par rapport à l'axe longitudinal médian du corps, et soulignant la métamérisation.

Filières insérées bien ventralement sous l'abdomen, situées au sommet d'une saillie, tubulées (enchassées dans une sorte de bague ou de tube chitineux, qui est quelquefois incomplet vers l'avant, et prend alors l'aspect d'un croissant) [13] (une exception : g. *Pronous*).

C. *Clé des sous-familles de Gastéracanthes* (s. lat.)

1. Prosoma presqu'aussi large que long, à contour presque carré vu par-dessus, composé de deux parties : la postérieure, occultée par le scutum et déprimée par rapport à l'antérieure. Bord marginal du prosoma non caréné (sauf *Augusta*) ..... s. fam. des GASTERACANTHINAE O. Pickard Cambridge, 1871
G. type : *Gasteracantha* P. A. Latreille, 1831

(13) Chez certaines nymphes de Gastéracanthes et chez le genre *Augusta*, l'anneau des filières peut se disloquer en un cercle de petites plaques sigillaires.

Source : MNHN, Paris

2 (3) Prosoma ne présentant pas ces caractères réunis. Genres absents de Madagascar et des îles voisines (à l'exception de *Pronous*), surtout originaires d'Amérique du Sud.

3 (5) Prosoma plus long que large, non relevé en avant (partie céphalique et thoracique dans le même plan) et rebordé (sauf *Pronous*).

4. Prosoma plus long que large, non rebordé, sa partie thoracique basse et recouverte par l'abdomen, sa partie céphalique élevée presque verticalement, pourvue de deux lobes antérolatéraux, ou de 4 tubercules antéro et postéro-latéraux ....s. fam. des XYLETHRINAE (ou XYLETHREAE) E. Simon, 1895
G. type : *Xylethrus* E. Simon, 1895

5. Scutum abdominal mou. Filières non tubulées, Prosoma non rebordé .....G. *Pronous* E. Keyserling, 1881
E. type : *P. tuberculifer* E. Keyserling, 1881

6. Scutum induré. Filières longuement tubulées, Prosoma rebordé .....
s. fam. des MICRATHENINAE (ou MICRATHENEAE) E. Simon, 1895
G. type : *Micrathena* J. C. Sundevall, 1833

2. CLASSIFICATION DES *Gasteracanthinae* DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

A. Les espèces de Madagascar, des Mascareignes, des Séchelles, de Farquhar et des Comores sont classées ici dans le cadre d'une clé générique valable pour le monde entier, les genres non représentés dans ces îles étant désignés d'un astérisque. Les anciens sous-genres de *Gasteracantha* élevés au rang de genre portent la mention : (ancien s. g.).

1 (3) Deux rangs de sigilles visibles dorsalement en avant des sigilles du trapèze médian. Plus de 6 épines opisthosomiennes. Fémur du pédipalpe du mâle possédant une apophyse proximo-ventrale armée d'une forte soie. Pas de tubercule génital ..... tribu des GASTROXYINI

2 (5) Scutum opisthosomien pourvu d'un seul rang de sigilles visibles dorsalement en avant des sigilles S_{11}.....
..... tribu des GASTERACANTHINI

3. Scutum convexe, non foliacé. Sigilles normaux, arrondis, bien séparés les uns des autres. 10, 12 ou 14 épines opisthosomiennes, disposées en 3 groupes de chaque côté. Un

Source : MNHN, Paris

anneau chitineux autour des filières. Sternum à pointe terminale recourbée. Epigyne constitué par une crête médiane flanquée de deux fossettes latérales. Connu uniquement de l'Afrique centrale, et australe .....
.....G. *Gastroxya* P. L. G. Benoit, 1962 (*)
E. type : *G. schoutedeni* P. L. G. Benoit, 1962

4. Scutum foliacé. Sigilles jointifs, ce qui leur confère une allure polygonale. 12 épines opisthosomiennes, disposées en 3 groupes de chaque côté chez la femelle, à peine indiquées ou absentes chez le mâle, dont le scutum a l'aspect d'un disque légèrement réniforme vers l'avant. Anneau chitineux des filières dissocié en petites plaques indépendantes. Sternum à pointe terminale lancéolée. Epigyne constitué par une dent mousse très plate. Prosoma pourvu latéralement d'une crête surplombant les yeux latéraux. Endémique de la forêt de l'Est de Madagascar .....
.....G. **Augusta** O. Pickard Cambridge, 1877
E. type : *A. glyphica* (F. E. Guérin-Méneville, 1840)

5. Espèce uniquement connue d'Amazonie, sans épines opisthosomiennes, trapèze de 4 sigilles médians entourés de 12 sigilles latéraux, yeux médians formant un trapèze plus large en avant qu'en arrière (Ce genre devra être probablement retiré des *Gasteracanthinae*, en raison de la disposition particulière de ses yeux).....
.....G. *Encyosaccus* E. Simon, 1895 (*)

6 (7) Espèces pantropicales et équatoriales. 6 épines opisthosomiennes au maximum (ce nombre pouvant se réduire par disparition de certaines épines), yeux médians formant un trapèze plus large en arrière qu'en avant, ou sensiblement un rectangle. Fémur du pédipalpe dépourvu d'apophyse interne.

7 (9) Pas de tubercule génital. Bord postérieur de l'épigyne en accolade, ou droit. Faible dimorphisme sexuel (en particulier dimorphisme de taille) (cocon des œufs fortement convexe ?).....sous-tribu des ISOXYINA *s. lat.*

8 (21) Un tubercule génital bien développé (Gastéracanthes vraies)
.....sous-tribu des GASTERACANTHINA

9 (13) Bord postérieur de l'épigyne droit, en languette obtuse ou formant une gouttière, mais pas en accolade. Sigille 6 nettement en arrière de la base de l'épine 2. $s_5\ s_6 > s_4\ s_5$.

Source : MNHN, Paris

10 (11) Epigyne en accolade. Sigille 6 jamais en arrière de la base de l'épine 2. Dimorphisme sexuel faible.

11. Sigille 6 contre la base de l'épine 2 .....
.....G. *Hypsacantha* F. Dahl, 1914 (*)

12. Sigille 6 ayant migré en avant de la base de l'épine 2.....
.....G. **Isoxya** E. Simon, 1885

13. Epines 1 et 2 non jumelées (leurs bases délimitées par l'intervalle s_4 s_6). Epines 2 recourbées en arrière et au moins aussi longues que le corps (comprend aussi l'ancien genre *Tatacantha* A. G. Butler, 1873) .....
.....G. *Macracantha* E. Simon, 1864 (ancien s. g.) (*)

14 (15) Epines 1 et 2 jumelées (insérées intérieurement à l'intervalle s_5 s_6).

15. Epines 2 et 3 situées au sommet de protubérances verruqueuses, et orientées toutes deux dans le même sens, vers l'arrière ; une seule espèce .....
.....G. *Afracantha* F. Dahl, 1914 (ancien s. g.) (*)
E. type *A. camerunensis* (T. Thorell, 1899)

16 (17) Epines non situées sur des protubérances. Départ des épines 2 et 3 divergeant fortement.

17. Epines 1 et 2 subégales, de même taille ou plus petites que les épines 3. s_4 s_5 < s_3 s_4. Australie. Bord postérieur de l'épigyne formant une gouttière tubuleuse à bord en accolade .....G. *Austracantha* F. Dahl, 1914 (ancien s. g.) (*)
E. type *A. minax* (T. Thorell, 1859)

18 (19) Epines 2 plus développées que les épines 1 et 3. s_4 s_5 = s_3 s_4.

19. Ligne des sigilles 1 à 4 disposée en arc régulier, épigyne pourvu d'un fort crochet aplati et recourbé vers l'arrière, souvent pédiculé, inséré en avant du bord postérieur, sensiblement droit, de la fente épigynaire .....
.....G. *Actinacantha* E. Simon, 1864 (14) (ancien s. g.) (*)
E. type : *A. globulata* (C. A. Walckenaer, 1841)

20. Ligne des sigilles 1 à 4 disposée en accolade par suite d'un renfoncement du sigille 3. Bord postérieur de l'épigyne sous forme d'un gros bourrelet. Afrique .....
.....G. *Togacantha* F. Dahl, 1914 (ancien s. g.) (*)
E. type : *T. nordveci* (E. Strand, 1913)

---

(14) *A. hasselti* (C. L. Koch, 1838) est signalée de Madagascar par E. KEYSERLING en 1864, mais il s'agit certainement d'une erreur, déjà signalée par E. SIMON (1895).

Source : MNHN, Paris

21 (23) Seules, les épines 3 sont présentes.

22 (25) Au moins deux paires d'épines présentes.

23. Bord antérieur de l'opisthosoma recouvrant à peine le prosoma. Epigyne à bord inférieur droit et simple. Une forte protubérance conique sur la partie antérieure du scutum. 18 sigilles marginaux (en comptant les petits sigilles s_{10}). Genre connu de l'Afrique équatoriale seulement .... G. *Aetrocantha* F. Karsch, 1879 (*)
E. type : *A. falkensteini* F. Karsch, 1879

24. Bord antérieur du scutum recouvrant largement le prosoma. Bord postérieur de l'épigyne en bourrelet portant une dent mousse très petite ; scutum sans protubérance conique, portant 20 sigilles marginaux. Ile Mahé (*Gasteracantha clarki* n. sp.).....G. **Gasteracantha** p. p.

25 (27) Epines 3 absentes, épines 1 et 2 jumelées.

26 (29) Toutes épines présentes (les épines 1 pouvant toutefois se réduire jusqu'à manquer).

27. Epigyne à crochet formant une languette non creusée d'une gouttière médiane. Réseau structural à mailles rectangulaires, de type *Gasteracantha*. Epines 1 et 2 très jumelées et peu différentes de taille. Espèces indo-malaises et nord-australiennes .....(G. *Gasteracantha* p. p.)
s. g. *Athelacantha* E. Simon, 1864 (*)

28. Bord postérieur de l'épigyne creusé d'une gouttière sagittale médiane (quelquefois virtuelle chez les *Acrosomoides* africaines, bien visible chez *A. acrosomoides*). Epines 1 très petites, pouvant disparaître presque complètement. Réseau structural à lignes transverses convexes vers l'avant et génératrices longitudinales parallèles jusqu'au pli scutal (fig. 26, p. 70) (Chez le mâle, les 3 paires d'épines sont présentes et le pli scutal présente, entre les épines 3, une convexité régulière vers l'avant.) Fort dimorphisme sexuel de taille. Espèces africaines et malgaches ....g. **Acrosomoides** E. Simon, 1887

29 (31) Réseau structural des femelles mûres à lignes transverses convexes vers l'avant. Faible dimorphisme sexuel (taille du mâle : de 35 à 50 % de celle de la femelle).

30. Réseau structural des femelles mûres à lignes transverses droites, ou faiblement concaves vers l'avant, à mailles sensiblement rectangulaires (fig. 27, p. 72). Epines jamais

Source : MNHN, Paris

tuberculeuses. Epigyne avec une dent ou une saillie à son rebord postérieur. Cocon lenticulaire aplati. Rapport L_{y1}/L_{y2} voisin de 0,9. Fort dimorphisme sexuel (réseau structural du mâle proche de celui de la fig. 1, *A*, dimorphisme de taille inférieur à 1/3). Opisthosoma du mâle demi-circulaire, les épines 2 et 3 réduites, les épines 1 à peine indiquées ou absentes. Bord du pli scutal entre les épines 2 sensiblement droit, avec une légère convexité médiane vers l'arrière ..... G. **Gasteracantha** P. A. Latreille, 1831

31. Très fort tubercule génital. Epines opisthosomiennes très courtes et en cône très obtus, avec un mucron très développé, ce qui donne l'impression de petites pointes aiguës naissant au sommet de tubercules coniques. Réseau structural à génératrices longitudinales faiblement divergentes vers l'avant, à lignes transverses peu incurvées (fig. 26, p. 70). Epigyne formant une dent mousse aplatie. Mâle sans épines 1, ni épines 3 ; son opisthosoma ayant la forme d'un demi-cercle dont le diamètre est délimité par les épines 2 très courtes. Indo-pacifique et Océan Indien. *T. brevispina* (C. L. Doleschall, 1857). Mascareignes, Séchelles .... G. **Thelacantha** A. W. M. van Hasselt, 1882

32. Epines opisthosomiennes courtes, mais sans embase tuberculeuse. Bord postérieur de l'épigyne, en forme de dent portant une gouttière médiane évoquant celle d'*Acrosomoides acrosomoides*. Réseau structural à lignes transverses plus incurvées, à génératrices longitudinales très divergentes (fig. 26, p. 70). Cocon subsphérique. Rapport L_{y1}/L_{y2} voisin de 1,0. Mâle : opisthosoma lunulaire portant 3 paires d'épines mousses. Bord postérieur et pli scutal régulièrement convexes vers l'avant. Réseau structural analogue à celui de la femelle. Espèce unique : *Madacantha nossibeana* (Strand, 1916) endémique de Nosy Be et Nosy Komba .... G. **Madacantha** M. Emerit, 1970

B. CLÉ DES GENRES (LIMITÉE A MADAGASCAR ET AUX ILES VOISINES), A PARTIR DES MALES ADULTES

1. Deux rangs de sigilles visibles dorsalement en avant du trapèze sigillaire médian. Fémur du pédipalpe portant une apophyse basale armée à son extrémité d'un poil courbe (fig. 4, p. 36). Paracymbium en crosse très recourbée. Apophyse médiane portant à sa base un processus interne en forme de baguette ..... G. **Augusta**

Source : MNHN, Paris

2 (3) Un seul rang de sigilles en avant du trapèze médian. Pas d'apophyse fémorale.

3. Epines opisthosomiennes bien développées. Sigille 6 en avant de la base de l'épine 2. Embolus en large plaque, et bifide (fig. 10, *B*, *C*, p. 46). ..... G. **Isoxya**

4 (5) Epines absentes, ou réduites à des angles spiniformes. Sigille 6 au niveau ou légèrement en arrière de l'épine 2.

5. Bulbe à embolus bifide ([15]). Scutum triangulaire par suite de l'absence des épines 1 et 3 (fig. 18, *B*, p. 60) ... G. **Thelacantha**

6 (7) Embolus en forme de stylet, à extrémité plus ou moins pointue, jamais bifide (fig. 28, p. 76).

7 (9) 20 sigilles marginaux. Corps plus ou moins couvert de poils aplatis blanchâtres (« en fer de sagaie »), en plus de la pilosité simple, passant à quelques poils « en radioles » dépigmentés sur les patelles et apex des tibias et fémurs. Pas de poils en radioles, en disposition sériée, à la face inférieure des fémurs de P_4. Conducteur du style en crochet fortement recourbé.

8. 18 sigilles marginaux. Corps couvert d'une pilosité simple conique (pas de poils « en fer de sagaie »). Pattes portant de plus chez le mâle mûr un certain nombre de « poils en radioles », notamment en disposition sériée à la face inférieure des fémurs de P_4 (fig. 29, p. 77) ..... G. **Gasteracantha**

9. Sigilles postérieurs du trapèze beaucoup plus gros que les autres sigilles, qui sont virtuels (fig. 25, p. 69) .... G. **Madacantha**

10. Sigilles postérieurs du trapèze à peine plus gros que les sigilles antérieurs (pl. 6) ..... G. **Acrosomoides**

3. ETUDE DES GENRES ET DES ESPÈCES

A. Genre **Augusta** O. Pickard Cambridge, 1877

Augusta O. Pickard Cambridge, 1877, p. 37 (espèce type du genre : *Augusta papilionacea* O. Pickard Cambridge, 1877).

Synonyme : *Gasteracantha* P. A. Latreille, 1831 (*p. p.*) ; F. E. GUÉRIN-MÉNEVILLE, 1840, p. 110.

Glyphica (n. nud.) M. Emerit, 1968 *a*, p. 902.

---

(15) Critère valable actuellement pour *T. brevispina*, confirmé par F. CHRYSANTHUS (lettre inédite).

Source : MNHN, Paris

Une seule espèce.

Augusta glyphica (F. E. Guérin-Méneville, 1840) (fig. 3, 4 ; pl. 2, 6, 7)

Gasteracantha glyphica F. E. Guérin-Méneville, 1840, p. 110.
Gasteracantha glyphica : P. BONNET, 1957, p. 1955.
Augusta glyphica : M. EMERIT, 1969, p. 339.
Synonyme : *Augusta papilionacea* O. Pickard Cambridge, 1877, p. 37.

Historique. — *Gasteracantha glyphica* a été décrite pour la première fois par F. E. GUÉRIN-MÉNEVILLE en 1839 à partir d'une femelle récoltée à Madagascar par J. GOUDOT. En 1877, O. Pickard CAMBRIDGE redécouvre cette espèce et la place dans un genre spécial : c'est son *Augusta papilionacea* qu'il rattache à la famille des *Arcyidae* (actuellement *Arcyeae*, sous-famille d'*Araneidae*).

En 1895, E. SIMON, qui conserve l'ancienne dénomination de GUÉRIN, fait de *G. glyphica* le type de son cinquième groupe de Gastéracanthes.

En 1914, F. DAHL, en raison des caractères très particuliers de l'animal, le retire des Gastéracanthes.

En 1948, J. MILLOT (p. 146, fig. 2) réhabilite la dénomination de O. Pickard CAMBRIDGE ; mais il est plus correct d'écrire *Augusta glyphica* (Guér.) 1840 en vertu du droit d'antériorité de F. E. GUÉRIN-MÉNEVILLE sur la dénomination spécifique.

Localisation des types. — Type de GUÉRIN-MÉNEVILLE au British Museum (N. H.), type d'O. Pickard CAMBRIDGE à l'University Museum d'Oxford. Néallotype mâle au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Espèce existant dans les collections des Muséums suivants : *MNHN*, *MRAT*.

Répartition géographique (fig. 56, p. 168). — Espèce endémique de Madagascar, typiquement en forêt de l'Est (Périnet, forêt d'Analamazaotra ; Moramanga ; Ampamaherana, route d'Iranomena à Fianarantsoa ; forêt de Didy ; forêt d'Ambodivoangy et baie d'Antongil ; vallée de la Mandraka ; forêt de Fizona ; forêt de Bevanana ; col d'Ivohibe ; mont Fanohena à Mananara) ; a aussi été retrouvé en forêt de l'Ouest (Antsingy Sud, Bekopaka) et Nosy Be (fig. 55, p. 165) ([15 *bis*]).

Localité inédite : *CEM 2945* : route d'Andriamena, forêt d'Andranobe, *J. M. Betsch.*, 5.II.1970, une femelle.

Récolteurs : *A. Mocquerys* ; *R. Decary*, 1927 ; *J. Millot*, 1946 à 1950 (est le premier à avoir récolté un mâle) ; *R. Paulian*, 1949, 1953 ; *R. Legendre*, 1958, 1967 ; *M. Emerit*, 1963 à 1965 ; *J. Vadon*, 1963 ; *Y. Thérézien*, 1963.

(15 *bis*) Comme pour toutes les espèces décrites plus loin, voir pour le détail des captures, M. Emerit, 1969 (annexe).

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 3, *Augusta glyphica*, femelle adulte. *CEM 2105*. Périnet. *R. Ph.*, 20.XII.1955. — A, face ventrale ; B, face dorsale. — P_1, P_2, P_3 : homologations probables avec les épines abdominales des *Gasteracantha*. — 1-12 : homologations probables avec les sigilles des *Gasteracantha*.

Description. — Comparaison du plésiotype femelle *CEM 2105*, Périnet, *R. Ph.*, 20.XII.1955 (fig. 3) et du néallotype mâle *CEM 2785-1*, Périnet, *R. Legendre*, II.1967 (fig. 4), conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Source : MNHN, Paris

Caractères communs aux deux sexes : Corps d'allure générale foliacée : prosoma évoquant une carapace de crabe : presque rectangulaire chez la femelle en projection verticale, trapézoïdal chez le mâle ; dos prosomien aplati, sa partie thoracique séparée de la partie céphalique par un sillon en V ouvert, mais n'étant pas surplombée par elle. Bord latéral du prosoma surplombant les yeux latéraux et formant une échancrure en arrière de ceux-ci. Yeux médians sur une proéminence assez forte.

Pattes ressemblant à celles des *Gasteracantha* ; griffes tarsales longuement pectinées.

Sternum en écusson tronqué droit devant, terminé postérieurement par une apophyse lancéolée entre les hanches, presque contiguës, des P_4.

Chélicères à base globuleuse, surtout sur la face antérieure ; crochets robustes, marges à 5 dents bien sériées.

Opisthosoma foliacé aplati dorso-ventralement, ayant la forme générale (si l'on fait abstraction des épines éventuelles) d'un cœur dont la pointe serait tronquée droit. Pas de tubercule génital. Filières non entourées d'un anneau chitineux, mais de plusieurs petites plaques séparées.

Réseau structural (fig. 6, *B*, p. 39) : Scutum opisthosomien couvert de larges sigilles jointifs ; l'ensemble prenant l'aspect d'un réseau polygonal. Ces sigilles sont étroitement accolés à des sigilles homologues de la face ventrale par des muscles qui sont si courts chez les mâles et certaines femelles, que l'ensemble prend un aspect gaufré.

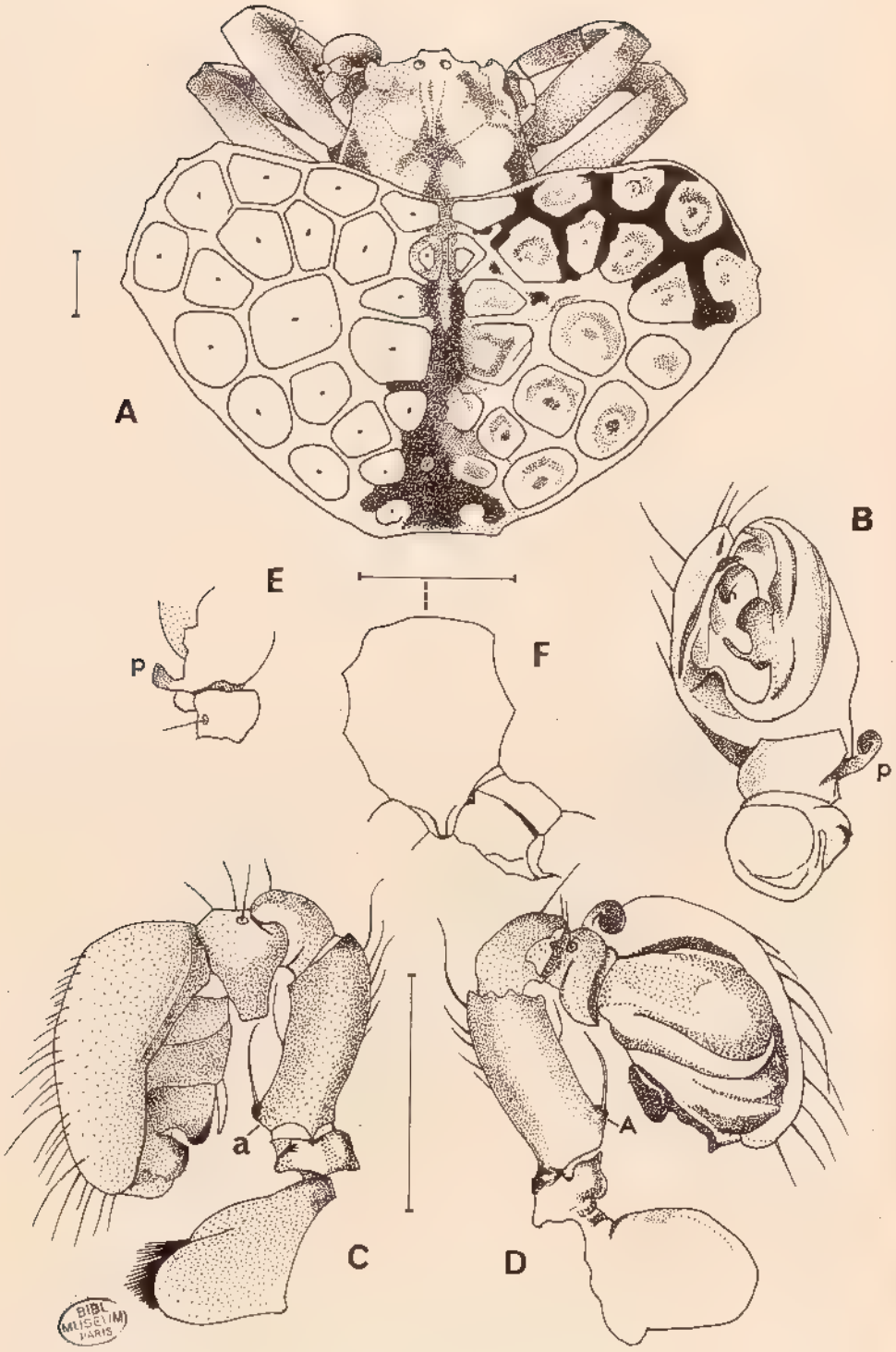
Des coupes épaisses, éclaircies au benzoate de méthyle, montrent en lumière polarisée que les sigilles marqués 11 et 12 sur la planche 5, portent respectivement les muscles latéro-cardiaques et la première paire de muscles dorso-ventraux, alors que les muscles partant des sigilles 1 sont réduits et s'insèrent sur des aréas ventrales situées en avant du pédicule.

J'ai donc été amené à homologuer ces sigilles aux sigilles s_1, s_{11} et s_{12} des *Gasteracantha*. Le réseau structural correspondant montre alors chez les *Augusta* un infléchissement latéral des lignes transversales vers l'avant de l'animal.

Il ressort de cette interprétation que les *Augusta* ont un double rang de sigilles antérieurs, la ligne précédant celle qui est numérotée de 1 à 5 est normalement sur la face ventrale chez les *Gasteracantha*. On compte chez cette dernière espèce quatre rangs sigillaires ventraux allant du pédicule au bord antérieur, alors que chez *Augusta* il n'y en a que trois (deux composés de sigilles polygonaux et le premier constitué par deux sigilles étirés) ; le total des rangs sigillaires, comptés des sigilles 11 au segment pédiculaire est donc de cinq dans les deux espèces.

Un autre argument en faveur de cette homologation est l'existence d'un début de repli scutal juste en arrière des sigilles marqués 9 et 10 chez certains individus (*CEM 1906*) ; en arrière du sigille 10 on peut encore trouver deux lignes de sigilles chez *Augusta* alors qu'il n'y en a qu'une seule, cachée par le repli, chez *Gasteracantha*.

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 4, mâle d'*Augusta glyphica*, *CEM 2785-1*, Périnet, *R. Leyendre*, II.1967. — A, vue dorsale. — B, bulbe copulateur gauche, face postérieure. — C, bulbe droit, face externe, **a** : apophyse portant une épine. — D, bulbe droit, face interne. — E, base du bulbe gauche, face antérieure, montrant la forme du paracymbium : **p**. — F, sternum.

(Les segments d'échelle représentent 0,5 mm. Décor figuré sur la partie droite de l'animal, centre des sigilles indiqué sur la moitié gauche).

Source : MNHN, Paris

Cette différence peut s'expliquer aussi par une inflexion plus faible de la métamérisation, qui rend visible dorsalement certains sigilles qui sont passés ventralement chez les autres Gastéracanthes.

Dimorphisme sexuel : Dimorphisme de taille faible, environ de 1/3, ce qui constitue un caractère primitif (pl. 2) :

(Mesures en mm)	Mâle	Femelle
Largeur du prosoma, entre les yeux latéraux	1,0	3,0
Longueur du sternum	0,7	2,0
Largeur maximum du sternum (entre les P_2)	0,6	1,3
Distance de la base de la grande épine latérale (ex « épine 2 ») au plan de symétrie longitudinal	2,5	7,6
Demi-largeur du prosoma entre la grande épine et l'épine précédente (L_x)		0,8
Distance du bord antérieur au bord postérieur de l'opisthosoma	2,5	6,8
Longueur du tibia de P_4 gauche	0,6	1,4
Longueur des épines 1, 2, 3	0 ; 0 ; 0 ;	0,3 ; 0,8 ; 0,3

Chez la femelle, il existe six paires d'épines opisthosomiennes, de longueur très variable selon les individus, absentes (ou du moins, virtuelles) chez le mâle ; quatre petites épines antérieures, une grande épine médiane, cette dernière souvent redressée en oblique ou à la verticale et largement séparée d'une épine postérieure très petite.

Pattes portant chez la femelle seulement, une soie épineuse très visible en position médio-dorsale sur chaque fémur de P_1 à P_3 inclus. Chez le mâle mûr, existence de chètes épaissis et émoussés, équivalents des épines dites « poils en radioles » des *Gasteracantha* ; sur la face inférieure des tibias : 2 épines distales et 1 ou 2 épines médianes pour P_1, une épine distale pour P_2, pas d'épine pour P_3, P_4, Pd.

Bulbe copulateur possédant un paracymbium en forme de hache recourbée.

Chose exceptionnelle chez les Gastéracanthes, le fémur du pédipalpe du mâle porte une apophyse proximo-ventrale, d'où part une forte soie recourbée.

Epigyne de la femelle (fig. 5) en forme de dent très mousse, à profil sensiblement droit, mais à bord libre très légèrement infléchi vers l'arrière ; orifices des canaux d'introduction du sperme plus externes et rapprochés entre eux que ceux des canaux de fécondation, les gouttières portant les orifices de ces canaux convergeant vers le crochet de l'épigyne.

Variabilité. — La variabilité de l'espèce, très grande, se traduit par des différences dans la direction et la longueur des grandes épines latérales et par des phénomènes de mélanisation (voir chapitre II, *4*).

Source : MNHN, Paris

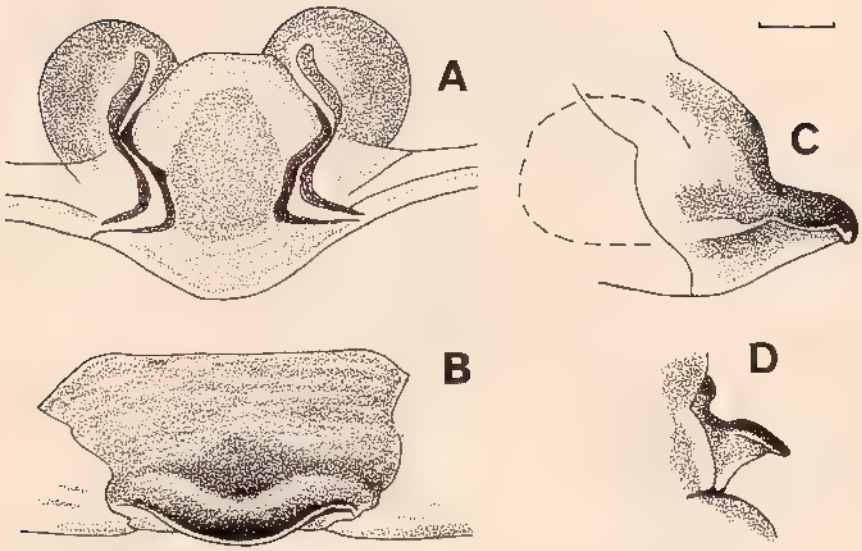


Fig. 5, épigyne d'*Augusta glyphica*. — A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm) (profil de la bourse copulatrice en tirets). — D : épigyne de *Gastroxya benoiti*. (vue latérale, même échelle).

Affinités systématiques. — *Affinités avec les* Arcyinae : La ressemblance entre le genre *Augusta* et les *Arcys*, établie par O. Pickard CAMBRIDGE (1877) est superficielle : elle porte sur la forme particulière du prosoma (bien que le sternum soit rectangulaire chez *Arcys*) et sur l'existence d'une disposition sigillaire du scutum (légèrement induré et triangulaire chez les *Arcys*). Toutefois chez ce dernier genre, les épines scutales manquent, et les sigilles restent très petits ; le dimorphisme sexuel est très faible ; la morphologie de l'appareil génital est complètement différente chez les deux genres : le pédipalpe mâle des *Arcys* est de forme très spéciale, son fémur dépourvu d'apophyse, et son tibia, courbés et sinueux, sont dilatés en massue à leur extrémité, massue portant un verticille de poils. Le tarse offre près de la base une saillie conique dressée. Cette description ne correspond pas à ce que l'on sait maintenant du pédipalpe du mâle d'*Augusta*. La plaque épigynaire d'*Arcys lancearius* C. A. Walckenaer, 1837, en mamelon très convexe, porte une fossette antérieure caractéristique, et son bord postérieur est droit avec une échancrure qui contient une dent arrondie.

Signalons enfin que la sous-famille des *Arcyinae* est strictement localisée, dans l'état actuel de nos connaissances, en Australie, en Nouvelle-Calédonie et aux îles Fidji, sans continuité biogéographique avec Madagascar.

Affinités avec les Gastroxya : En 1962 *a*, P. L. G. BENOIT a découvert un genre africain nouveau de *Gasteracanthinae*, les *Gastroxya*, qu'il considère comme des endémiques de l'Afrique de l'Est et du Congo et qui sont

Source : MNHN, Paris

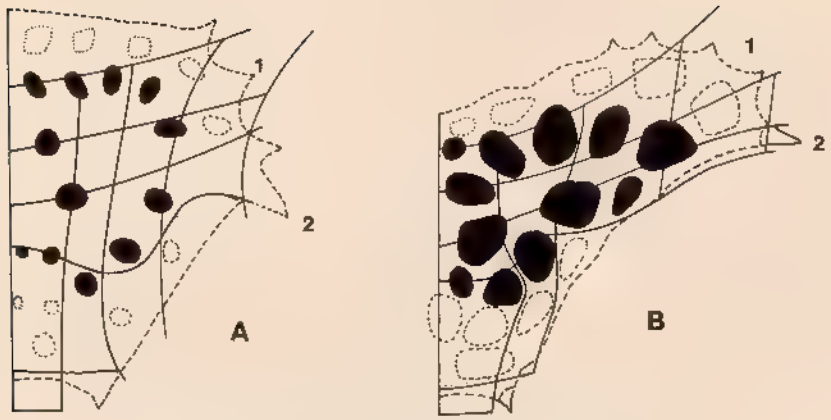


Fig. 6, réseaux structuraux de deux *Gastroxyini* : A, *Gastroxya krausi* P. L. G. Benoit, 1962. — B, *Augusta glyphica* (F. E. Guérin-Méneville, 1840).

(Réseau figuré en traits pleins, contour de l'opisthosoma en tirets ; sigilles homologués à S_1 ... S_{12} en noir, les autres sigilles en pointillés ; A et B sont à des échelles différentes).

représentées par quatre espèces ([16]), déposées au Musée Royal de l'Afrique centrale à Tervuren et au Natal Museum.

J'ai été amené en 1969 à rapprocher les *Gastroxya* des *Augusta* pour les raisons suivantes :

— Ces deux genres possèdent une double ligne de sigilles antérieurs, et c'est ce caractère que P. L. G. BENOIT utilise pour isoler les *Gastroxya* du reste des Gastéracanthes. Par ailleurs, il y a aussi chez les *Gastroxya*, cinq rangs de sigilles intercalés entre le pédicule et les sigilles 11 ; il y a chez les deux espèces trois rangs de sigilles entre le sigille 12 et le bord postérieur de l'opisthosoma.

— Il existe aussi une disposition analogue des épines opisthosomiennes : un groupe de petites épines antérieures, composé de huit épines chez *Augusta*, de six épines chez les *Gastroxya* ; deux épines moyennes plus longues, bifides chez *Gastroxya krausi* Benoit et *G. schoutedeni* Benoit, simples chez les *Augusta* et *G. leleupi* Benoit ; deux épines postérieures de petite taille.

Du fait de l'existence de ces analogies, les réseaux structuraux des deux genres se ressemblent (fig. 6).

— Le sternum a une pointe recourbée chez *Gastroxya*, lancéolée chez *Augusta*.

(16) Dont une décrite en 1973 (*G. benoiti*).

Source : MNHN, Paris

— Comme chez *Augusta*, le fémur du pédipalpe du mâle possède une apophyse ventrale, portant une forte épine. Chez les deux espèces, on trouve une seconde forte épine, courte, non insérée sur un tubercule, à la partie distale du fémur.

— La comparaison des formules trichobothriotaxiques d'une femelle mûre de *Gastroxya schoutedeni* et d'une femelle submature d'*Augusta glyphica* (*CEM 1905-Ex*) montre que les deux espèces sont à des niveaux de développement identiques, équivalents à celui d'une nymphe V de *Gasteracantha versicolor* (voir tableau en fin de paragraphe).

— Alors que l'épigyne des *Augusta* est en languette, celui des *Gastroxya* s'éloigne du type gastéracanthien : il montre une crête médiane lancéolée, flanquée latéralement de deux fossettes. Toutefois l'épigyne de *Gastroxya benoiti*, par réduction des fossettes et du crochet médian, devient identique à celui des *Augusta* (fig. 5, p. 38).

Toutes ces raisons m'amènent à considérer les *Augusta*, genre endémique malgache, comme dérivées d'une lignée phylétique gastroxienne africaine. Les deux genres doivent être isolés du reste des Gastéracanthes, et former une tribu spéciale : les **Gastroxyini** n. trib. (genre type : *Gastroxya* P. L. G. Benoit, 1962).

Le faible dimorphisme sexuel de taille des *Gastroxyini*, l'absence du repli scutal, la présence de deux rangs de sigilles en avant du trapèze médian constituent autant de caractères primitifs. L'anneau des filières apparaît chez les seules *Gastroxya*, mais l'épigyne n'évolue vers le type gastéracanthien que chez les *Augusta*. Ce dernier genre subit une évolution ultérieure vers l'homotypie avec un débris végétal de la litière forestière.

TABLEAU

Trichobothriotaxie des *Gastroxyini*

Matériel		Femelle submature *Augusta glyphica*	Femelle mature *Gastroxya schoutedeni*	Mâle mûr *Augusta glyphica (CEM 2111)*	Mâle mûr *Gastroxya schoutedeni*
—		—	—	—	—
Longueur du tibia de P_1 ...		0,8 mm	1,1 mm	0,65 mm	0,6 mm
Trichobothriotaxie	Pd	(00) (22)	(00) (22)-(00) (11)	(00) (11)	
	P_1	(10) (44)	(10) (44) (10) (54)	(10) (32)	
	P_2	(10) (43)	(10) (33) (10) (43)	(10) (22)	
	P_3	(10) (24)	(10) (44) (10) (34)	(10) (23)	
	P_4	(00) (44)	(00) (54) (00) (54)	(00) (24)	
Niveau de développement....		Stade V	Stade V	Stade IV	

Source : MNHN, Paris

B. Genre **Isoxya** E. Simon, 1885

Isoxya E. Simon, 1885, p. 35 (*n. n.* pour *Isacantha* E. Simon, 1864) (espèce type du genre : *Gasteracantha cicatricosa* C. L. Koch, 1845, p. 54).

Synonymes : *Isacantha* E. Simon, 1864, p. 286 (*n. pr.* par *Isacantha* Hope, 1833 — Col.).

Isoxia E. Simon, 1887, p. 267.

Isoxiya E. Simon, 1895, p. 847.

Gasteracantha P. A. Latreille, 1831 (*p. p.*) : E. SIMON, 1895.

Le caractère principal séparant les *Isoxya* et autres *Isoxyina* des *Gasteracanthina*, dont elles ont par ailleurs, l'allure générale, est l'absence de tubercule génital chez la femelle mûre.

F. DAHL (1914), puis P. L. G. BENOIT (1962 *a*), l'utilisent dans leurs classifications.

C'est un bon caractère, bien que E. SIMON, auquel nous le devons, ait fini par l'abandonner en 1895 ([17]).

F. DAHL divise les *Isoxyina* actuelles en deux grands groupes, l'un comprenant les sous-genres *Macracantha*, *Tatacantha*, *Actinacantha*, *Hypsacantha*, *Austracantha*, *Togacantha* et *Afracantha*, l'autre comprenant le sous-genre *Isoxya* s. str.

Le premier groupe diffère peu des Gastéracanthes vraies par le réseau structural, le sixième sigille est situé en arrière ou à la base de l'épine 2.

Le deuxième groupe par contre, voit une migration de ce sigille en avant de l'épine 2, ce qui entraîne l'apparition d'une déformation caractéristique du réseau structural. C'est un groupe essentiellement afro-malgache (F. DAHL, p. 252), comprenant toutes les *Isoxya* actuellement connues de la grande Ile (fig. 7).

La classification des *Isoxya* s. str. est assez subjective. Elle repose sur un redressement plus ou moins grand des épines latérales, et la présence ou l'absence de tubercules à la base des épines 2.

Il existe malheureusement des fluctuations dans ces caractères au sein de la même espèce, comme P. L. G. BENOIT l'a signalé (1964).

Dimorphisme sexuel : Le dimorphisme de taille est relativement faible, de l'ordre de 1/3 (pl. 2). Le bord postérieur de l'épigyne est en accolade, et a une forme bilobée lorsqu'il est vu en orientation antérieure ou postérieure. Bourses copulatrices en forme de sac allongé à section circulaire, ne présentant pas de constriction sensible entre le réservoir spermatique et l'enveloppe des canaux copulateurs.

---

(17) Ceci parce qu'il considérait (1895, p. 838) comme des *Gasteracantha* l'espèce *G. galeata*, chez laquelle le tubercule génital tend à disparaître au sein des séries. P. L. G. BENOIT a montré en 1964 que ces *G. galeata* sont en réalité des *Aetrocantha falkensteini* Karsch, espèce dont la femelle mûre présente des arrêts de développement qui portent également sur d'autres caractères (épigyne, épines) (M. EMERIT, 1971).

Source : MNHN, Paris

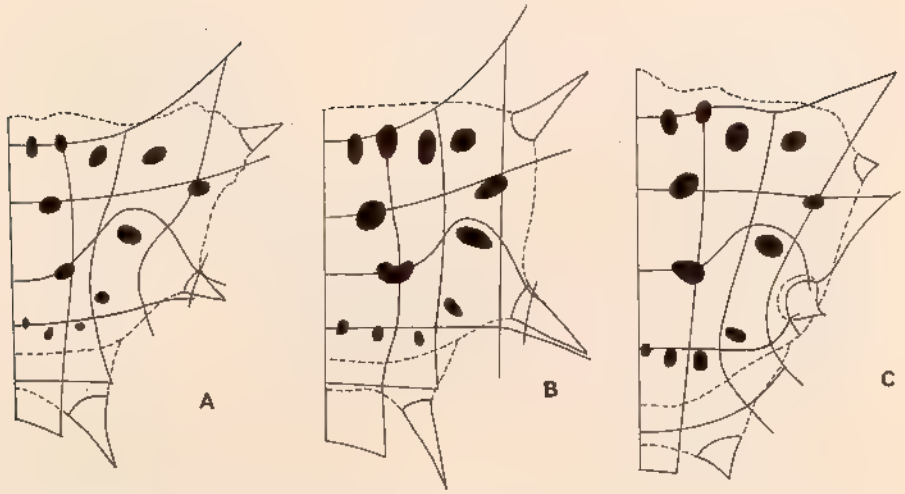


Fig. 7, réseaux structuraux de trois *Isoxya* malgaches : A, *I. cowani*. — B, *I. reuteri*. — C, *I. mahafalensis*.

Réseau figuré en traits pleins, contour de l'opisthosoma en tirets, sigilles en noir ; échelles différentes pour A, B, C.

Répartition géographique. — Genre essentiellement africain et malgache. Afrique de l'Ouest (Côte-d'Ivoire, Cameroun, Guinée, Gabon, Angola), Soudan, Afrique centrale (Zaïre, Nyassaland), Afrique orientale (Ethiopie, Somalie, Kénya, Tanganyika, Mozambique), Afrique australe (Natal, Le Cap), Madagascar, Une espèce (*I. cicatricosa* C. L. Koch) pénètre toutefois jusqu'en Insulinde (Sumatra, Java).

CLÉ DES ESPÈCES MALGACHES

1 (3) Chez les 2 sexes : scutum formant sensiblement un rectangle dont les sommets coïncident avec la base des épines. Femelles : bourses copulatrices allongées parallèlement (de profil circulaire en vue postérieure) (fig. 16, *C*, *D*).

2 (5) Chez les 2 sexes : scutum vu de dessus ayant la forme d'un trapèze dont le grand côté antérieur porte 2 convexités en avant des épines 1 ; celles-ci en délimitent les sommets antérieurs, tandis que les épines 2 sont insérées en avant des deux autres sommets du trapèze. Femelles : bourses copulatrices convergeant vers le crochet (de profil plus ou moins réniforme en vue postérieure) (fig. 16, *A*, *B*).

Source : MNHN, Paris

3. Chez les 2 sexes : 3 épines divergentes, aiguës, étendues horizontalement. Décor du scutum caractéristique : fond noir à 3 lignes de points jaunâtres ou blancs arrondis, la ligne postérieure pouvant disparaître ou se réduire à un seul point. Scutum couvert de granulations. Pattes et prosoma noirs. Bourses copulatrices contiguës en vue postérieure (fig. 16, *D*). Espèce endémique à Nosy Be ..... **I. reuteri** (H. Lenz, 1886)

4. Epines dressées verticalement, décor évoquant celui d'*Isoxya reuteri*. Bourses copulatrices séparées l'une de l'autre de la moitié de leur diamètre en vue postérieure (fig. 16, *C*). Massif de l'Ankarana ..... **I. milloti** n. sp.

5. Femelle mûre de petite taille. Epines 2 redressées, en général presque à la verticale, décor portant typiquement une série de taches dessinant une croix. Crochet de l'épigyne 4 à 5 fois plus large que long. Fossettes d'introduction du sperme peu découpées (fig. 9), dimorphisme sexuel de taille moyen ; mâle à épines très courtes et subégales. Bush du sud de Madagascar ..... **I. mahafalensis** n. sp.

6. Femelle mûre de taille plus grande. Décor uni et clair, ou mélanique, plus ou moins panaché de noir et de jaune ([18]). Crochet de l'épigyne 3 fois plus large que long ; fossettes d'introduction du sperme très découpées (fig. 12). Dimorphisme sexuel de taille faible, mâle à abdomen identique, toutes proportions gardées, à celui de la femelle. Haute forêt du Sud-Est de l'île ..... **I. cowani** (A. G. Butler, 1882)

a. **Isoxya mahafalensis** n. sp.

(du malgache *mahafaly*, nom de la région d'Ampanihy, localité du type)

Isoxya mahafalensis M. Emerit, 1969, p. 334 (*n. ms.*) ([19]).

Localités (fig. 57, p. 170) : Sud de Madagascar (Ampanihy, Ankazoabo, Manantantely près de Fort-Dauphin, Beloha, Ambovombe).

Récolteurs : *Dr Decorse*, 1901 ; *J. Millot* ; *J. Elie*, 1963 ; *J. M. Betsch*, 1967 ; *M. Emerit*, 1963 et 1965.

Références inédites : *CEM 2842* ; *2843* : Km 32, R. N. 9, Tuléar. *Ch. Domergue*, 1.IV.1968, 2 femelles, 1 mâle.

CEM 2844 : Ihotry, *Ch. Domergue*, 16.XII.1967, une femelle.

---

(18) Sur ce point, certaines femelles d'*I. cowani* sont morphologiquement indiscernables des *I. mahafalensis*.

(19) Travail qui n'est pas considéré comme une publication selon les normes internationales (*Code international de Nomenclature zoologique, Londres*, 1964, article 9).

Source : MNHN, Paris

Fig. 8, *Isoxya mahafalensis* n. sp., femelle adulte, *CEM 1813*, Ampanihy, *M. Emerit*, 25.I.1963.

Ces récoltes étendent en direction du nord la répartition de l'animal dans le Sud-Ouest de Madagascar.

Description. — Holotype femelle *CEM 1813* (Ampanihy, Sud-Ouest de Madagascar, sur arbustes du bush, *M. Emerit*, 25.I.1963) ; conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (fig. 8) :

Source : MNHN, Paris

Corps très convexe, trapu ; partie visible du dorsum prosomien formant un rectangle à côtés latéraux légèrement déprimés, et pourvu d'un net sillon longitudinal ; trapèze oculaire médian plus large en arrière qu'en avant (rapport des bases : 1,3) ; chélicères portant 6 dents à la marge antérieure et 4 dents à la marge postérieure, la quatrième dent de la marge antérieure plus forte que les autres. Scutum bombé, à contour trapézoïdal, à bord antérieur brutalement convexe en avant des épines 1 et médianement déformé par un petit tubercule ; son repli postérieur régulièrement convexe vers l'arrière ; épines coniques, réduites, les épines 1 et 3 étalées horizontalement, les épines 2 redressées à la verticale, granuleuses, mais sans embase tuberculeuse ; 19 sigilles marginaux (fusion des s_{10}), sub-égaux, ovales, les antérieurs ayant tendance à s'allonger et s_8s_9 à se jumeler ; trapèze sigillaire médian à peine plus large en arrière qu'en avant (rapport des bases : 1,2), à sigilles égaux. Epigyne en accolade, à crochet 4 à 5 fois plus large que long (fig. 9) ; bourses copulatrices contiguës sur une vue postérieure, et de contour apparent ovale réniforme (fig. 16, *B*, p. 56).

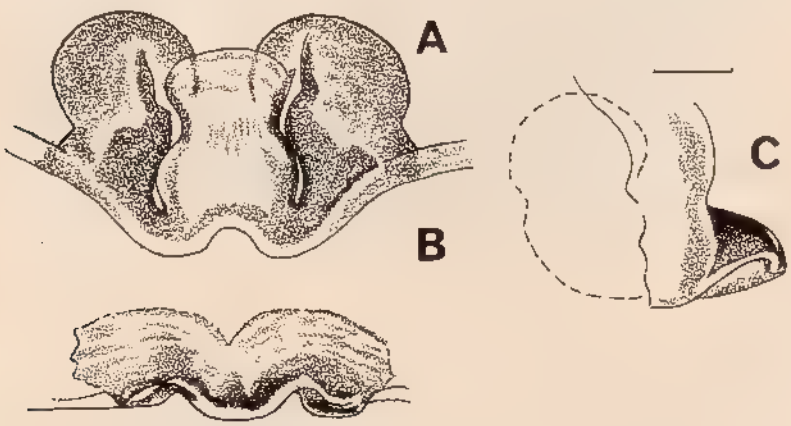
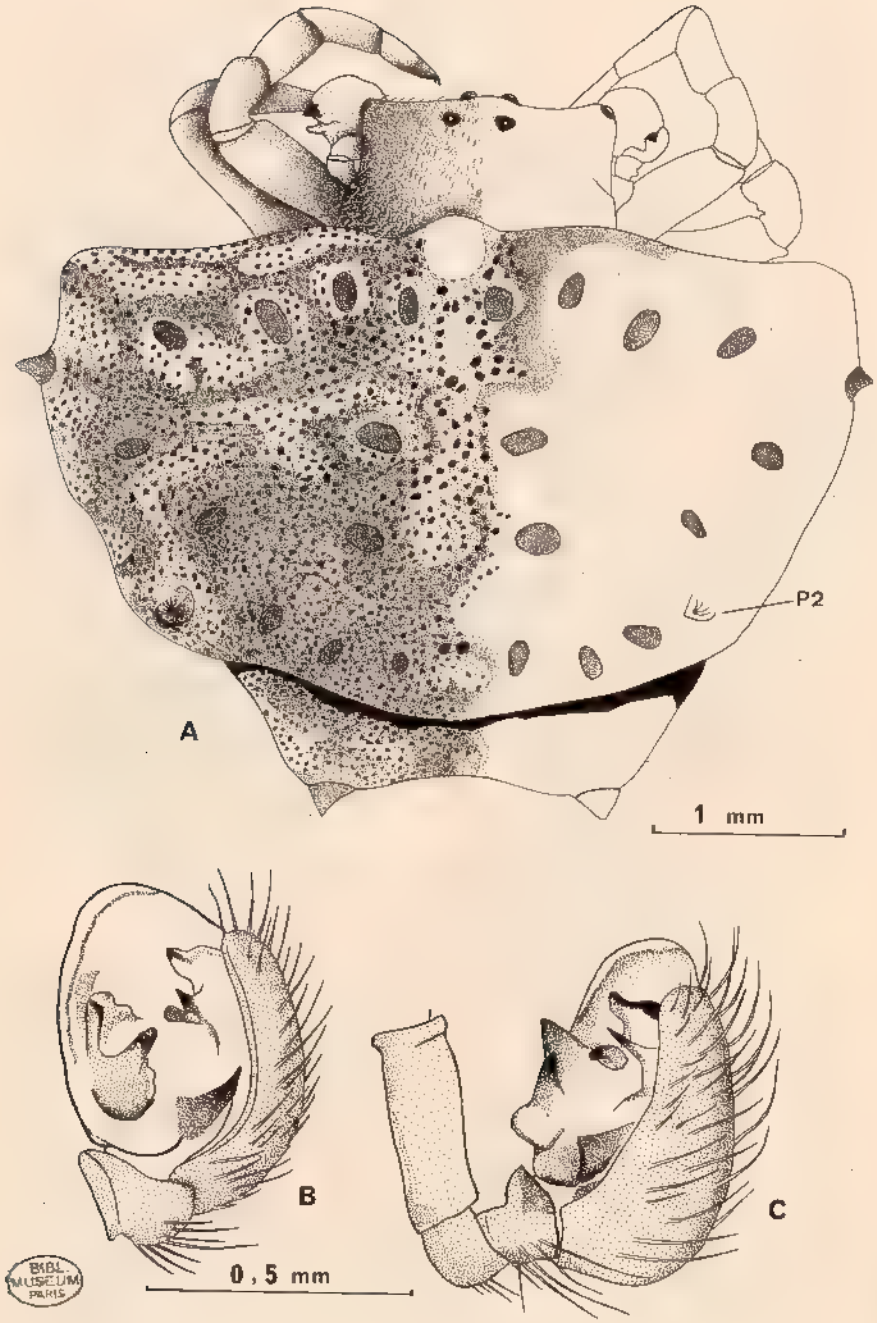


Fig. 9, épigyne d'*Isoxya mahafalensis*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Décors : dos prosomien et chélicères brun rouge à fine pilosité blanchâtre ; bandeau prosomien, face antérieure des chélicères et ligne médio-sagittale prosomienne brun sombre ; pièce labiale, lames maxillaires et pattes jaune verdâtre, ces dernières couvertes d'une pilosité blanche clairsemée, l'apex de chaque article portant un anneau brun sombre ; sternum jaune franc ; dos de l'opisthosoma marbré de noir et de blanc crème, les taches claires évoquant un dessin en forme de croix ; épines 1 dépigmentées ; épines 2 et 3 brunes ainsi que les sigilles ; face ventrale de l'abdomen marbrée de blanc crème et de noir en bandes pseudo-transversales.

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 10, mâle d'*Isoxya mahafalensis*, *CEM 2676*, Ampanihy, *M. Emerit*. 12.V.1965. — A, vue dorsale. — B, bulbe copulateur droit, face antérieure. — C, bulbe copulateur droit, face interne.

Source : MNHN, Paris

Mesures en mm : $L_1 = 0,3$; $L_2 = 0,7$; $L_3 = 0,5$; $L_x = 2,4$; $L_{y1} = 4,0$; $L_{y2} = 4,5$; s_5 $s_6 = 0,7$; a' $b' = 1,7$; longueur du tibia de $P_1 = 0,7$; $L_{th} = 2,1$; $l_{th} = 1,7$; $L_{st} = 1,0$; $l_{st} = 0,8$.

Allotype mâle *CEM 2676* (Ampanihy, sur arbustes du bush, *M. Emerit*, 12.V.1965, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (fig. 10).

Partie visible du dorsum prosomien rectangulaire à angles antérieurs vifs, légèrement renflée en arrière, et pourvue d'un sillon médio-sagittal ; chélicères à 6 dents sur la marge antérieure, 5 dents sur la marge postérieure. Scutum trapézoïdal, un peu plus large que chez la femelle, son repli postérieur s'avançant en arrière des épines 2, ses angles antérieurs, bien marqués, se trouvant en avant des épines 1 ; sa surface légèrement concave, surtout entre les épines 2 ; épines très courtes et coniques, les médianes étant redressées à la verticale, les autres étalées ; réseau sigillaire comme chez la femelle, avec toutefois dédoublement des sigilles s_{10}. Bulbe copulateur à embolus bifide ; apophyse médiane portant à sa base une bosse externe obtuse et se résolvant en deux lobes saillants terminaux, arrondis et séparés par un golfe profond, le lobe gauche paraissant un peu plus large que le droit dans un plan perpendiculaire à l'axe terminal du style, le bulbe étant orienté apex vers le haut (fig. 10, *B*, *C*).

Décors : prosoma, pattes et face inférieure de l'opisthosoma recouverts d'une dense pilosité blanche ; prosoma, chélicères et pédipalpes brun clair ; pattes jaune verdâtre annelées de brun à l'extrémité des articles longs ; sternum jaune franc margé de noir. Opisthosoma marbré de réticulations noires sur fond jaune brun et recouvert en surimpression d'une dense ponctuation brune constituée par les embases élargies des poils, très fins et discrets ; une tache blanche médiane au bord antérieur scutal ;

Mesures en mm : L_1 et $L_3 = 0,15$; $L_2 = 0,20$; $L_x = 1,8$; $L_{y1} = 2,5$; $L_{y2} = 2,8$; tibia de $P_1 = 0,6$; $L_{th} = 1,3$; $l_{th} = 1,2$; $L_{st} = 0,9$; $l_{st} = 0,6$.

Variabilité morphologique. — Sur la quarantaine d'animaux récoltés de cette espèce, il existe de nombreux immatures où la déformation arrière du scutum est moins prononcée, mais dont le corps est toujours trapézoïdal. La variation morphologique, très grande, porte aussi sur l'orientation des épines 2, qui chez les immatures, ne sont pas verticales, mais dressées obliquement, ou presque étalées latéralement ; il existe des variations considérables dans la coloration et le décor du scutum, qui présente tous les intermédiaires chez les jeunes entre un type mélanique marbré de jaune et un type clair uni. Certains individus, malheureusement immatures, trouvés avec des *I. mahafalensis* typiques ont des sigilles très allongés, d'où leur ressemblance avec des *Isoxya stuhlmanni* (pl. 1, *G*) ; tous les intermédiaires existant entre sigilles allongés et sigilles arrondis

Source : MNHN, Paris

chez *I. mahafalensis* ([20]). Il ne serait donc pas improbable qu'*I. stuhlmanni* soit un synonyme d'*I. cicatricosa*, ce qui n'est pas en accord avec la position prise par P. L. G. BENOIT (1962 *a* p. 36). Le principal argument, non employé par cet auteur, permettant de séparer les deux espèces serait d'ordre écologique. Il permet également de séparer *I. stuhlmanni* et les *I. mahafalensis* à sigilles allongés.

I. stuhlmanni est signalée par A. LELEUP de l'humus forestier (Province du Cap, Port John's district, Forêt N. Xolveni, XII.1961, *MRAT* N° 121982), et des troncs d'arbre pourris (Forêt de Dhlinza, Natal, X.1960, *MRAT* N° 121981). *I. cicatricosa* est une espèce de savane sèche de l'Est africain et *I. mahafalensis* vit, nous l'avons vu, sur les buissons du bush arboré du Sud-Ouest de Madagascar.

Les proportions générales de l'opisthosoma varient peu, comme le montre le tableau suivant, dressé à partir de l'étude de 18 femelles (dont 2 matures) et 3 mâles (dont 2 matures). Il y a une nette atrophie des épines chez les mâles.

		$\frac{L_1}{L_x}$	$\frac{L_2}{L_x}$	$\frac{L_2}{L_3}$	$\frac{L_x}{L_{y1}}$	$\frac{L_{y1}}{L_{y2}}$
Forme à sigilles ronds (femelles)	$\bar{X}$ =	0,22	0,30	1,19	0,73	0,87
	σ =	0,07	0,05	0,17	0,09	0,02
n = 8						
Forme à sigilles allongés	$\bar{X}$ =	0,18	0,29	1,19	0,74	0,86
	σ =	0,02	0,04	0,20	0,14	0,00
n = 5						
Mâles	$\bar{X}$ =	0,08	0,17	1,25	0,86	0,87
n = 4	σ =	0,04	0,09	0,38	0,07	0,02

Affinités systématiques. — *I. mahafalensis* est morphologiquement très proche d'*I. mossamedensis* P. L. G. Benoit, 1962. Elle s'en distingue pourtant par l'absence de tubercules à la base des épines 2 et par l'allure du trapèze sigillaire médian qui est presque rectangulaire chez *I. mahafalensis*, alors que chez *I. mossamedensis*, d'après la figuration de P. L. G. BENOIT, le rapport des deux bases de ce trapèze au lieu d'être de 1,2 est de 1,7, mais le principal argument en faveur de la séparation des deux espèces est d'ordre biogéographique : toutes les *I. mossamedensis* connues (au nombre de 4, il est vrai) sont originaires de l'Angola, sans aucune continuité avec l'espèce malgache ; nous sommes vraisemblablement en face d'une super-espèce, mais il sera impossible de se prononcer tant que d'autres *I. mossamedensis* n'auront pas été récoltées.

---

(20) Cette tendance existe également chez *Isoxya tabulata* T. Thorell : le lot du Musée Royal de l'Afrique centrale de Tervuren n° 126013 (Natal, *S. Danau*, P. L. G. BENOIT det.) comprend deux femelles, l'une entièrement mélanique et à sigilles ronds et larges, l'autre à scutum jaune clair et à sigilles allongés radialement.

Source : MNHN, Paris

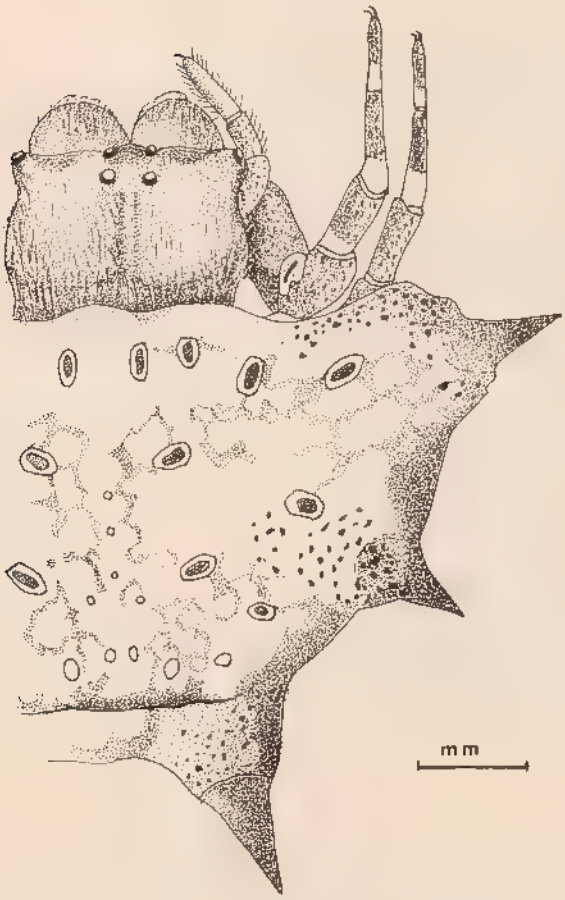


Fig. 11, *Isoxya cowani*, femelle adulte, *CEM 2661*, Karianga (Farafangana), *J. Millot.*

b. **Isoxya cowani** (A. G. Butler, 1882)

Gasteracantha cowani A. G. Butler, 1882, p. 766.
Gasteracantha Cowani : E. SIMON, 1895, p. 841.
Gasteracantha cowani : P. BONNET, 1957, p. 1950.
Isoxya cowani : F. DAHL, 1914, p. 255.
Isoxya cowani : M. EMERIT, 1969, p. 335.

Collections : Holotype mâle au British Museum (N. H.). En outre, espèce existant dans les collections des Muséums suivants : *MNHN*, *MRAT*, *ZMHU*, *NMID*.

Localisation (fig. 57, p. 170) : Haute forêt de l'Est (Lakato, Tolongoina, Sakarami, Karianga-Farafangana, Befotaka-Farafangana, forêt Tanala-Sahavondrona, forêt de Bevanana).

Forêts du domaine du Centre (Ambositra).

Source : MNHN, Paris

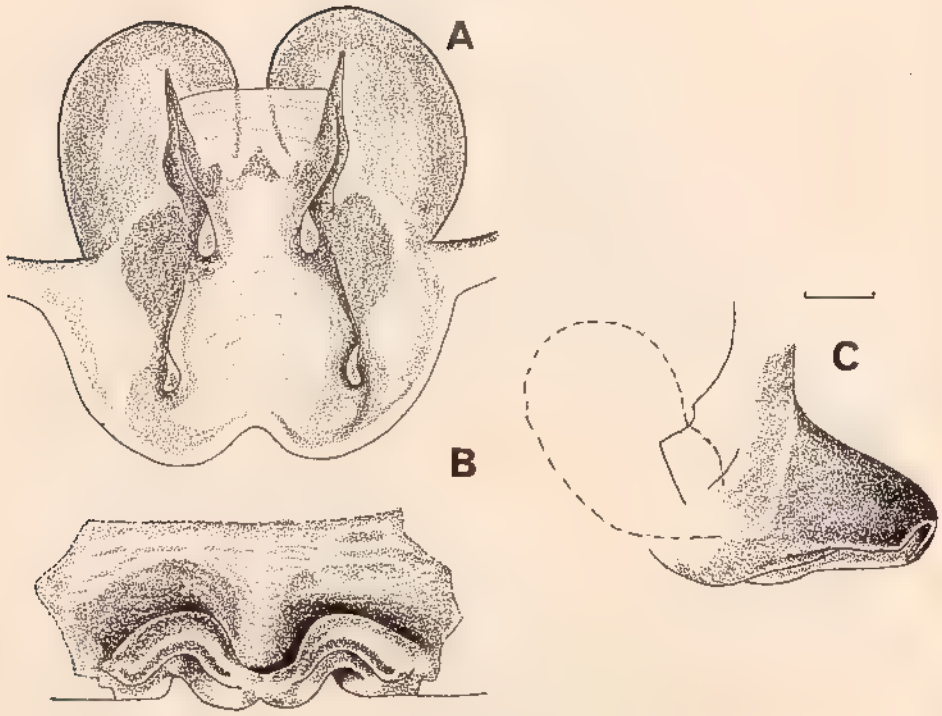


Fig. 12, épigyne d'*Isoxya cowani*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Récolteurs : *W. D. Cowan* ; *G. Grandidier*, 1902 ; *Ch. Alluaud*, 1902 ; *R. Decary*, 1927 ; *J. Millot* ; *R. Bauchot*, 1962 ; *R. Legendre*.

Description. — Néallotype femelle (l'holotype décrit par A. G. BUTLER étant un mâle) (*CEM 2661*, Karianga-Farafangana, au Sud-Est de Madagascar, J. MILLOT det. mais non descr., conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (pl. 1, *C* ; fig. 11) :

Partie visible du tergum prosomien nettement concave entre les yeux médians et les yeux latéraux, ainsi qu'en arrière de ces derniers ; chélicères ayant 7 dents à la marge antérieure et 5 dents à la marge postérieure. Face inférieure de l'opisthosoma très convexe, face supérieure presque plane ; scutum plus large que dans l'espèce précédente, à bord antérieur rectiligne, sauf en avant de l'épine 1 où il est déformé par un fort tubercule granuleux ; pas de tubercule médian ; repli scutal postérieur comme chez l'espèce précédente ; 20 sigilles marginaux ovales, les antérieurs allongés ; rapport des bases du trapèze médian : 1,2 ; épines bien coniques, subégales, la deuxième paire redressée à 45°. Epigyne en accolade, à crochet deux fois plus large que long (fig. 12) ; bourses copulatrices du type de celles d'*I. mahafalensis*, mais plus grandes (fig. 16, *A*, p. 56).

Source : MNHN, Paris

Décors : prosoma et pattes couverts d'une fine pilosité blanche ; tergum prosomien brun jaunâtre s'éclaircissant vers le centre, avec sillon souligné de brun foncé ; appendices bruns, annelés de jaune à la base des articles longs ; lames maxillaires et pièce labiale jaunes, brunies à la base ; sternum jaune ; scutum glabre, jaune crème légèrement marbré de brun clair, les marbrures étant plus prononcées sur la face ventrale de l'abdomen ; épines et sigilles brun jaunâtre.

Mesures en mm : $L_1 = 1,0$; $L_2 = 1,4$; $L_3 = 1,1$; $L_x = 3,0$; $L_{y1} = 4,0$; $L_{y2} = 4,4$; $s_5s_6 = 1,1$; $a' b' = 2,4$; longueur du tibia de $P_1 = 0,9$; $L_{th} = 2,2$; $l_{th} = 2,1$; $L_{st} = 1,4$; $l_{st} = 1,0$.

Variabilité et affinités systématiques. — Cette espèce connue seulement par quelques échantillons, est très proche morphologiquement d'*Isoxya mahafalensis* ; les jeunes des deux espèces sont indiscernables. Les femelles mûres ont un scutum à profil horizontal trapézoïdal ; les épines 2 sont dressées ou obliquement insérées, les sigilles sont ovales, avec une tendance à s'allonger, le corps est globuleux. Toutefois les femelles mûres ont une taille plus grande que celles d'*I. mahafalensis*, et dans les formes typiques, le scutum est de coloration uniforme, à peu près glabre et il est déprimé en forme de selle, non convexe comme celui d'*Isoxya mahafalensis* ; enfin le dimorphisme sexuel est plus faible que chez *I. mahafalensis* (différence de taille moindre entre le mâle et la femelle, qui, à l'exception de leur appareil génital, sont morphologiquement identiques) (pl. 2, *C*).

La principale distinction est d'ordre écologique, cette espèce, contrairement à la précédente, vivant en forêt humide.

c. **Isoxya reuteri** (H. Lenz, 1886)

Isacantha reuteri H. Lenz, 1886, p. 382.
Gasteracantha Reuteri : E. SIMON, 1895, p. 843.
Isoxya Reuteri : F. DAHL, 1914, p. 255.
Gasteracantha reuteri : P. BONNET, 1957, p. 1964.
Isoxya reuteri : M. EMERIT, 1969, p. 336.

Synonyme : *Isacantha maculosa* H. Lenz, 1886, p. 383.

Localisation : Espèce endémique, ne se trouvant qu'en forêt de Lokobe, à Nosy Be, et dans l'îlot voisin de Nosy Komba d'où vient le type (récolte H. REUTER, signalé par H. LENZ).

Collections : Type vraisemblablement perdu. Des échantillons dans les Muséums suivants : *MNHN*, *SMF*, *MRAT*, *ZMHU*.

Récolteurs : *H. Reuter*, *A. Stumpff*, 1881 ; *J. Millot*, 1946, 1947 ; *R. Legendre*, 1958, 1960 ; *M. Emerit*, 1965.

Référence inédite : *CEM 2977* : Nosy Komba, *B. Massé*, VII-VIII. 1971. Récolte dans la localité du type.

Source : MNHN, Paris

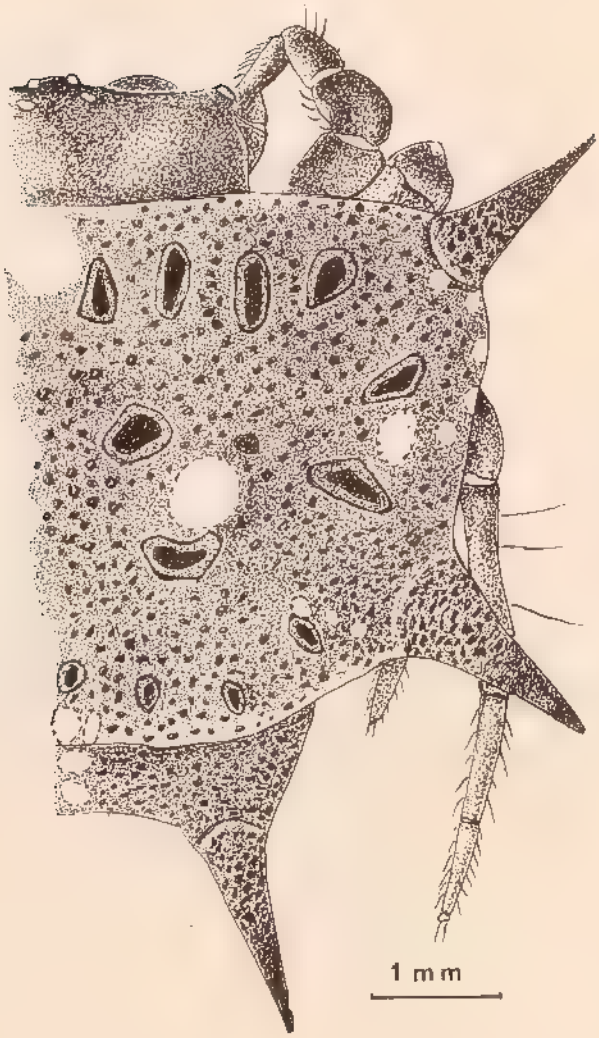


Fig. 13, *Isoxya reuteri*,
femelle adulte, *CEM 2508*, Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 3.VI.1965.

Description. — Plésiotypes femelles (*CEM 2508*, Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 5.VI. 1965 ; *CEM 2072-1*, même localité, *R. Legendre*, V.1960 ; *MNHN*) (pl. 1, *D* ; fig. 13) :

Ces deux spécimens ont été choisis en raison de leurs ornementations scutales très différentes ; les paramètres cités sont pris sur le premier spécimen.

Source : MNHN, Paris

Partie visible du dorsum prosomien rectangulaire, son bord antérieur absolument rectiligne et sa surface bombée, avec un faible sillon longitudinal ; trapèze oculaire médian presque deux fois plus large en arrière qu'en avant (rapport des bases : 1,7) ; chélicères ayant 7-8 dents à leur marge antérieure et 5 dents à la marge postérieure ; sternum en écusson pentagonal. Opisthosoma un peu plus large que long, à scutum peu bombé, a allure étoilée en raison de la présence des trois paires d'épines étalées horizontalement, aiguës, longuement coniques et sub-égales ; bases des épines antérieures et médianes inscrites dans un rectangle ; bord antérieur du scutum rectiligne, bords latéraux et repli postérieur peu convexes ; 19 sigilles marginaux, ovales anguleux, les antérieurs en ligne droite, s_5 un peu en arrière des autres (au niveau des sigilles antérieurs du trapèze médian), les sigilles 7 à 10 plus petits que les autres et formant une accolade ; trapèze médian presque rectangulaire, à sigilles de même taille, les postérieurs tendant à devenir semi-lunulaires. Bord postérieur de l'épigyne en accolade (fig. 14).

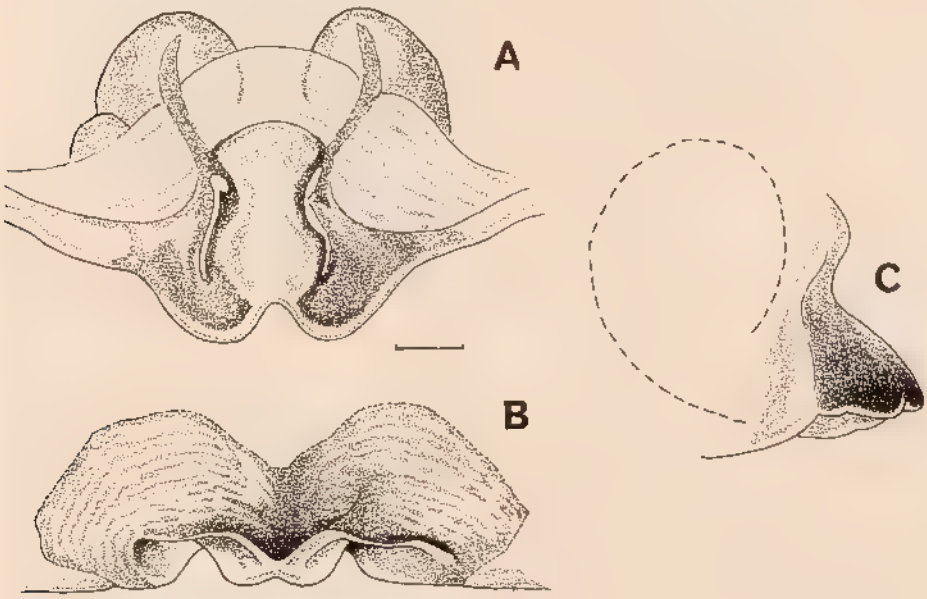


Fig. 14, épigyne d'*Isoxya reuteri*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm, profil des bourses copulatrices en tirets).

Décors : prosoma entièrement brun roux foncé, sauf une tache jaune à l'avant du sternum et des lames maxillaires ; pattes du même brun, sauf l'extrémité distale de la coxa, du fémur, de la patelle et la base du tibia et du tarse qui portent une tache jaunâtre plus ou moins annulaire ; couvertes d'une fine pilosité noire clairsemée et de touffes de poils blancs plus épais ; scutum noir chez *CEM 2508*, légèrement plus clair *CEM 2072-1*, couvert

Source : MNHN, Paris

d'une dense granulation constituée par les embases des poils, et portant des taches blanches arrondies : une tache impaire entre les sigilles 1, une autre entre les sigilles 10, une tache paire entre les sigilles 11 et 12, une autre entre les sigilles 5 et 6 ; à ces taches, pratiquement seules présentes chez la femelle *CEM 2508* viennent s'ajouter des taches annexes soulignant les sigilles antérieurs et le sigille 7 chez l'autre spécimen ; épines et sigilles bruns ; face ventrale brune maculée de petites taches blanches, soulignant l'axe des épines chez la femelle *CEM 2072-1*.

Mesures en mm : $L_1 = 1,6$; $L_2 = 2,0$; $L_3 = 1,7$; $L_x = 3,2$; $L_{y1} = 4,4$; $L_{y2} = 4,9$; $s_5s_6 = 0,9$; $a' b' = 2,7$; longueur du tibia de $P_1 = 1,2$; $L_{th} = 2,9$; $l_{th} = 2,5$; $L_{st} = 1,4$; $l_{st} = 1,2$.

Néallotype mâle *CEM 2523* (forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 5.VI.1965 ; conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (pl. 1, *E*) :

Morphologiquement semblable à la femelle par la forme de son corps et son réseau sigillaire ; toutefois, 20 sigilles marginaux ; chélicères ayant 6 dents à la marge antérieure et 5 dents à la marge postérieure ; les épines sont aussi développées que chez les nymphes femelles immatures de même taille et il n'existe, tant sur le sternum que sur les pattes, aucune chétotaxie particulière ; dimorphisme sexuel de taille moyen (1/2) ; bulbe à embolus trifide (par apparition d'une nette échancrure distale arrondie à son bord externe) ; apophyse médiane portant à sa base un net lobe saillant arrondi externe (et non une simple bosse), et se résolvant à son extrémité en deux autres lobes, celui de droite (bulbe orienté apex vers le haut) paraissant beaucoup plus large que celui de gauche.

Décors : coloration générale du corps un peu moins foncée que chez la femelle ; prosoma, chélicères et pattes brun verdâtre uni ; ornementation de la face dorsale comme chez la femelle *CEM 2508*, de la face ventrale comme chez la femelle *CEM 2072-1*.

Mesures en mm : $L_1 = 0,7$; $L_2 = 1,0$; $L_3 = 1,0$; $L_x = 1,9$; $L_{y1} = 2,5$; $L_{y2} = 2,7$; $s_5s_6 = 0,5$; $a' b' = 1,6$; longueur du tibia de $P_1 = 0,6$; $L_{th} = 1,7$; $l_{th} = 1,5$; $L_{st} = 0,9$; $l_{st} = 0,6$.

Variabilité morphologique. — Espèce très bien fixée, en ce qui concerne les rapports morphologiques. On observe toutefois une certaine fluctuation dans la taille des mâles par rapport à celle des femelles (L_{y2} = de 2,3 à 2,8 mm), ces dernières variant peu ; points blancs du scutum (qui ont valu à cette espèce le nom de *G. maculosa*) plus ou moins nombreux et étendus, les limites de cette variation étant données par les deux plésiotypes.

Affinités systématiques. — Il semble y avoir deux groupes d'*Isoxya* afro-malgaches qui diffèrent par la structure générale de leur scutum. Chez le premier groupe, qui comprend *Isoxya mossamedensis* et *I. mahafalensis*, les bords antérieur et latéraux du bouclier scutal, vus par-dessus, sont inscrits dans un trapèze ouvert vers l'avant ; le repli scutal s'avance fortement

Source : MNHN, Paris

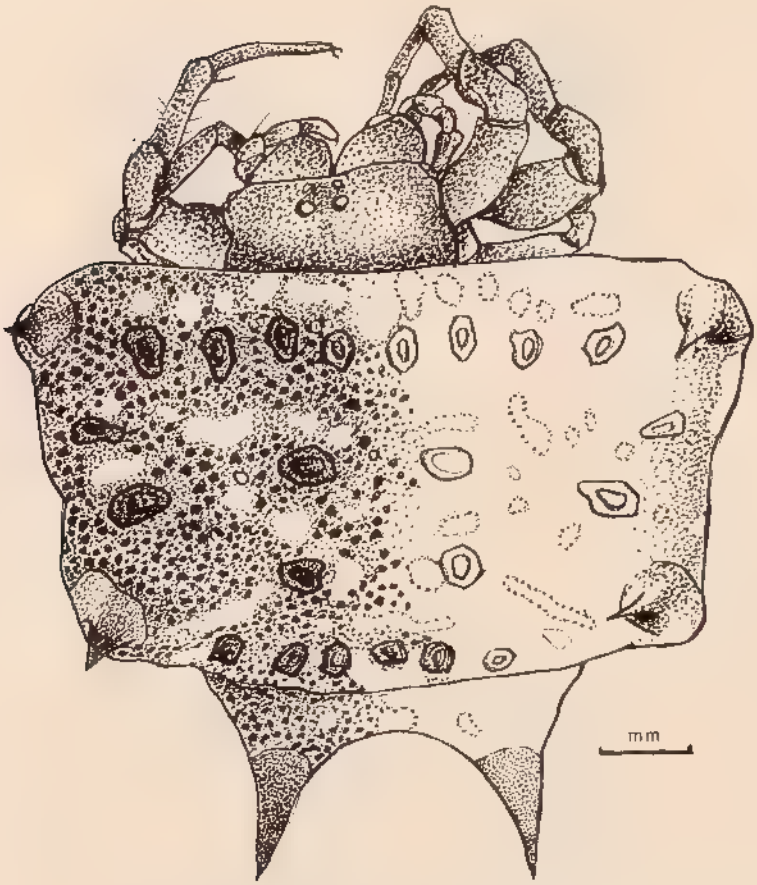


Fig. 15, *Isoxya milloti* n. sp., femelle adulte, Holotype, *CEM 2802* et *MNHN* N° 18-1966 p. p., Massif de l'Ankarana (km 104), sur toile, *J. Millot*, 6.I.

entre les épines 3 et le dos est souvent très bombé. Chez le deuxième groupe, ces bords délimitent un rectangle ; le repli scutal est au plus légèrement convexe et le dorsum est plat (sauf chez *I. testudinaria*). Ce deuxième groupe structural, qui comprend les espèces *Isoxya mucronata*, *semiflava*, *testudinaria*, *stuhlmanni*, *tabulata* et *cicatricosa*, doit être à l'origine des *I. reuteri* malgaches. Il existerait donc une double lignée des *Isoxya* malgaches.

d. **Isoxya milloti** n. sp.

(espèce dédiée au récolteur J. MILLOT)

Type. — Holotype femelle *CEM 2802* : massif de l'Ankarana (Madagascar Nord), sur toile, *J. Millot*, 6.I.1946, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (n° 18-1966 *p. p.*) (fig. 15 ; pl. 1, *H*).

Source : MNHN, Paris

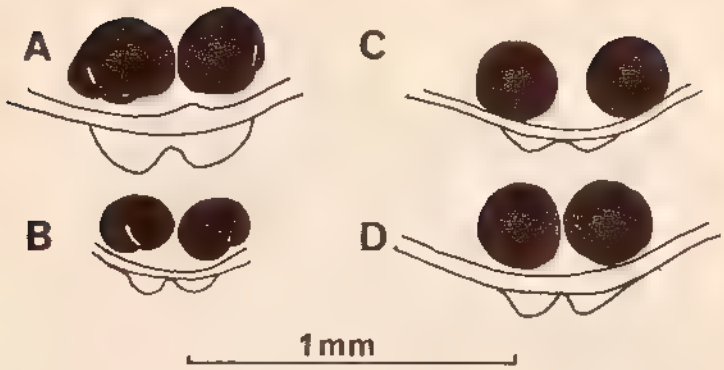


Fig. 16, épigyne et bourses copulatrices (en noir) de quatre *Isoxya* malgaches, en vue postérieure (fente épigynaire dans le plan de la feuille) : A, *Isoxya cowani* (A. G. Butler). — B, *Isoxya mahafalensis* n. sp. — C, *Isoxya milloti* n. sp. — D, *Isoxya reuteri* (H. Lenz).

Description. — Partie visible du dorsum prosomien rectangulaire, à surface ponctuée, à sillon longitudinal virtuel, à yeux latéraux peu proéminents ; chélicère droite ayant 6 dents à sa marge antérieure, 5 dents à sa marge postérieure. Surface scutale plate, ayant la forme d'un rectangle délimité par la base des épines 1 et 2, son bord antérieur rectiligne, son repli postérieur légèrement arqué vers l'arrière ; 19 sigilles marginaux ovales, les antérieurs (de s_1 à s_4) en alignement rectiligne, les postérieurs (de s_7 à s_{10}) un peu plus petits que les autres, et disposés en légère accolade ; sigilles antérieurs et postérieurs du « trapèze médian » disposés sensiblement en rectangle et de taille subégale ; épines coniques aiguës, les deux premières paires redressées perpendiculairement au plan scutal.

Décors : prosoma et pattes brun sépia, à l'exception du sternum jaune clair, et couverts de touffes de poils blancs ; abdomen noir, couvert d'un semis de granulations constituées par les embases des poils, et maculé de taches arrondies jaune pâle, évoquant celles d'*Isoxya reuteri* ; ces taches étant disposées dorsalement surtout le long du bord antérieur et selon l'axe longitudinal médian ; sur la face ventrale elles sont en disposition sériée, le long des bourrelets tégumentaires ; sigilles bruns ; épines noires, soulignées de jaune à leur face inférieure.

Mesures en mm : L_1 et $L_3 = 1{,}3$; $L_2 = 1{,}5$; $L_x = 3{,}6$; $L_{y1} = 4{,}9$; $L_{y2} = 5{,}4$; $s_5\ s_6 = 0{,}9$; $a'\ b' = 3{,}2$; longueur du tibia de $P_1 = 1{,}0$; $L_{th} = 2{,}3$; $l_{th} = 2{,}3$; $L_{st} = 1{,}4$; $l_{st} = 0{,}9$.

Affinités systématiques. — Cette espèce présente d'étroites affinités avec *Isoxya reuteri*, mais s'en distingue par la disposition des épines 2 et la structure de l'épigyne, dont le bord postérieur est moins saillant que chez *I. reuteri* et dont les bourses copulatrices ne convergent pas vers le crochet (elles sont nettement séparées l'une de l'autre en vue postérieure) (fig. 16, *C*).

Source : MNHN, Paris

C. Genre **Thelacantha** A. W. M. van Hasselt, 1882 *a*

Thelacantha A. W. M. van Hasselt, 1882 *a*, p. 15 (espèce type du genre : *Thelacantha mammosa* A. W. M. van Hasselt, 1882 *a*, p. 15 (non C. L. Koch) (*Th. brevispina* Doleschall, voir P. L. G. BENOIT, 1964, p. 49).

Stanneoclavis (p.p.) A. G. Butler, 1873 (le type générique de BUTLER, S. *pentagona* (Walck), est probablement une *Actinacantha*.

Une seule espèce.

Thelacantha brevispina (C. L. Doleschall, 1857)
(fig. 17 ; pl. 5, *E*)

Bibliographie très abondante, se référer à P. BONNET, 1957 (p. 1943) ; les synonymes, très nombreux, sont classés ici par espèces, le genre étant indiqué par une initiale entre parenthèses (P : *Plectana*, G : *Gasteracantha*, I : *Isacantha*, S : *Stanneoclavis*, T : *Thelacantha*).

— *alba*	(G.) A. Vinson, 1863, p. 240 ; (I.) E. Simon, 1864, p. 286.
— *borbonica*	(G.) A. Vinson, 1863, p. XXXIII, LVI, 236 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.
— *brevispina*	(P.) C. L. Doleschall, 1857, p. 423. (G.) T. Thorell, 1878, p. 17, 294 ; citons aussi : E. Simon, 1895, p. 836, 838, 846 ; F. Chrysanthus, 1959, p. 203 ; 1960, p. 25 ; 1971, p. 47 ; (S.) E. Simon, 1885, p. XXXVII ; (T.) P. L. G. Benoit, 1964, p. 49 ; M. Emerit, 1969, p. 320.
— *canningensis*	(G.) F. Stoliczka, 1869, p. 248 ; (I.) F. Stoliczka, 1869, p. 248 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 173.
— *flavida*	(P.) C. L. Doleschall, 1859, p. 43 ; (G.) A. G. Butler, 1873, p. 174 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.
— *guttata*	(G.) T. Thorell, 1859, p. 303 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 175.
— *mammeata*	(G.) T. Thorell, 1859, p. 302 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.
— *mammosa*	(G.) A. W. M. van Hasselt, 1882 *a*, p. 15 ; T. Yaginuma, 1960, p. 63, 64 ; (T.) (non C. L. Koch.) A. W. M. van Hasselt, 1882 *a*, p. 15.
— *mastoidea* (?)	(G.) C. L. Koch, 1872, p. 201 ; (S.) F. Karsch, 1878, p. 783.
— *mediofusca*	(P.) C. L. Doleschall, 1859, p. 44 ; (G.) A. G. Butler, 1873. p. 174 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.
— *observatrix*	(G.) O. Pickard Cambridge, 1879, p. 291.
— *roseolimbata*	(P.) C. L. Doleschall, 1859, p. 43 ; (G.) O. Pickard Cambridge, 1871, p. 617 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.
— *sola*	(G.) S. Saito, 1933, p. 56.
— *sparsa*	(G.) S. Saito, 1933, p. 57.
— *suminata*	(G.) C. L. Koch, 1871, p. 11 ; (S.) A. G. Butler, 1873, p. 174.

Collections : holotype femelle de *G. borbonica* au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; holotype femelle de *G. mastoidea* au Zoologischen Museum de Hambourg ; type de *G. observatrix* à l'University Museum d'Oxford ; holotypes femelles de *P. flavida*, *P. mediofusca*, *P. roseolimbata* (représentés non par des spécimens, mais par des aquarelles), paratype femelle de *P. flavida* et néallotype mâle de *G. brevispina* au Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leyde. Divers autres Muséums possédant des spécimens de cette espèce : *BMNH*, *MRAT*, *SMF*, *PAN*, *NRS*, *NMID*.

Historique et distribution géographique. — Cette espèce, connue dès 1702, a été décrite sous le nom de *Plectana brevispina* par C. L. DOLES-

Source : MNHN, Paris

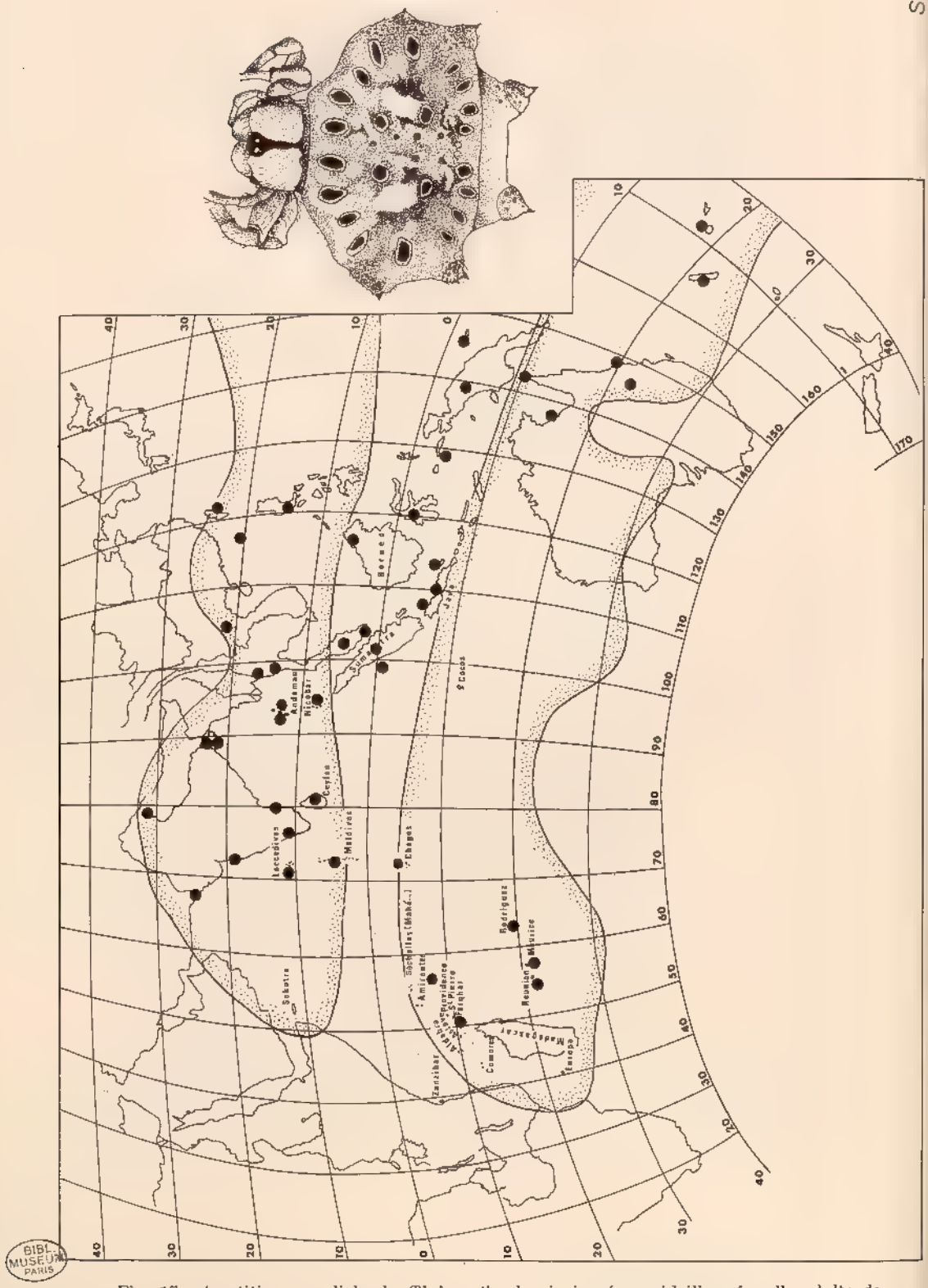


Fig. 17, répartition mondiale de *Thelacantha brevispina* (en médaillon, femelle adulte de *Thelacantha brevispina*) (zone à pointillés : aire d'extension des cyclones tropicaux).

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

CHALL en 1857. Depuis, elle a été retrouvée sous des formes très diverses et sur une vaste aire de répartition indo-pacifique, allant des îles Fidji aux îles Séchelles, en passant par la Nouvelle-Calédonie, l'Australie, l'Indochine, le Japon, les îles de la Sonde, l'Inde et les îles de l'Océan Indien (fig. 17).

Il n'y a donc pas à s'étonner que *T. brevispina* ait été redécouverte dix fois et décrite sous des noms différents.

Dans l'île de la Réunion, A. VINSON (1863, p. 238) l'a trouvée en dessus du village de Salazie et à Sainte-Suzanne, en forêt, sur toile orbiculaire. A. G. BUTLER (1879 *b*) la retrouve dans une collection de KINGDON et lui donne comme localisation « Antananarivo » ([21]). E. BORDAGE (1912) la signale également.

En 1964, P. L. G. BENOIT signale l'existence de *T. brevispina* à l'île Maurice (coll. Keyserling, *BM* ; coll. Picke, *MCZ*) et à l'île Rodriguez (*Gulliver*, *BMNH*). Le Musée Royal de l'Afrique centrale à Tervuren conserve également un autre échantillon, de 8 animaux, venant de la même île (*S. Danau*, n° 126014), ainsi qu'une femelle originaire de l'île Maurice (n° 125083 *bis*). Par ailleurs, l'espèce est connue du petit atoll de Coetivy situé à 700 km au nord-est de l'île Farquhar (A. S. HIRST, 1911). Elle existe aussi dans cette dernière île (*Percy Sladen Trust exped.* 1905, *BMNH*).

La migration a dû se faire d'est en ouest à partir de l'Archipel des Maldives par l'intermédiaire des îles Chagos ([22]).

Variabilité de l'espèce. — La variabilité morphologique de *T. brevispina* est très grande, portant sur la coloration du prosoma, le décor du scutum, la forme des épines, et T. THORELL (1890) en vient à dire (p. 64) : « multas alias varietates mihi ignotas sine dubio format haec species ! »

Toutefois, à l'échelle d'une localité, l'espèce est bien stable, comme le montre le tableau suivant (M. EMERIT, 1969) :

T. brevispina, Ile Rodriguez, *S. Danau*, n° 126014, *MRAT*.

m/m		L_1	L_2	L_3	L_x	s_5s_6	L_{y1}	L_{y2}	Long. du tibia P_1 g
—		—	—	—	—	—	—	—	—
6 femelles	$\bar{X}$	0,43	0,75	0,83	3,53	1,15	4,91	5,38	1,36
adultes	σ	0,05	0,06	0,05	0,05	0,05	0,30	0,40	0,05

Affinités phylogéniques. — L'analyse trichobothriotaxique de l'échantillon originaire de l'Ile Rodriguez montre qu'il existe chez *Thelacantha* un développement post-embryonnaire raccourci, quant au nombre des stades, par rapport à celui de *Gasteracantha* ; les 6 femelles mûres se

(21) La même localisation est donnée pour *Acrosomoides acrosomoides* (= *Gasteracantha acrosomoides*).

(22) Ile Salomon ; île Peros Banhos (Coin), *Percy Sladen Trust exped.* (A. S. HIRST 1911).

Source : MNHN, Paris

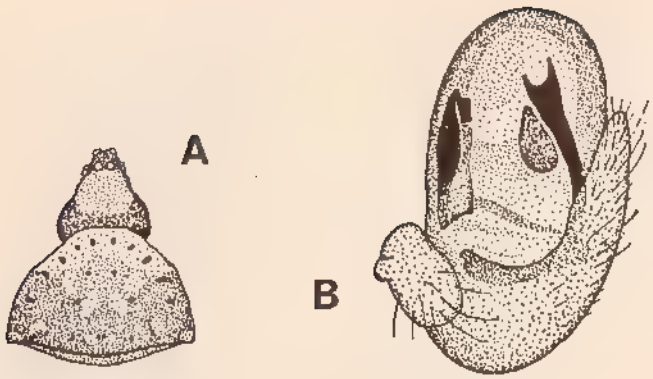


Fig. 18, A, mâle de *Thelacantha brevispina*. — B, pédipalpe droit, face interne (d'après F. CHRYSANTHUS, 1960).

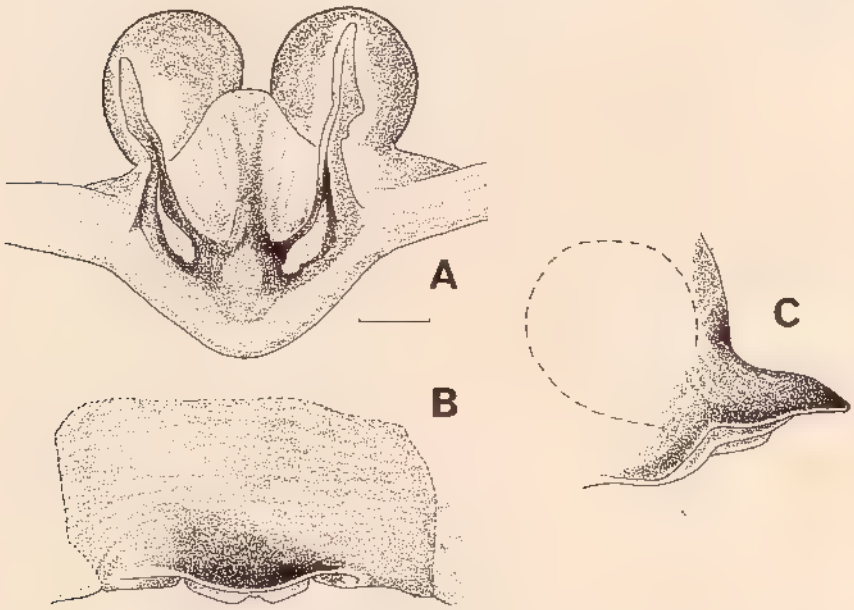


Fig. 19, épigyne de *Thelacantha brevispina*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en pointillé).

rattachent au stade V nymphal de ce dernier genre, et deux immatures au stade IV. Le réseau structural de la femelle adulte ressemble d'ailleurs à celui d'une jeune nymphe de *Gasteracantha versicolor*, et le dimorphisme sexuel est relativement faible, de l'ordre de 35 à 50 % si l'on juge des dimensions du mâle, décrit récemment par F. CHRYSANTHUS (1960) (fig. 18) et dont la longueur du scutum va de 2,0 à 2,3 mm.

Source : MNHN, Paris

Cet ensemble de caractères primitifs contraste avec le développement disharmonique très original des épines 2, que l'on rencontre aussi chez certaines *Isoxyina* (*Isoxya mossamedensis*, *Afracantha camerunensis*). Ces épines dérivent d'un type gastéracanthien classique, car elles ne sont pas tuberculeuses et restent étalées latéralement chez les immatures.

Des affinités avec le genre *Acrosomoides* sont possibles : elles portent sur le réseau structural (fig. 26, p. 70), et sur l'allure de l'épigyne en languette aplatie à bord postérieur droit (fig. 19) ; la chétotaxie du mâle n'a malheureusement pas été étudiée.

D. Genre **Acrosomoides** E. Simon, 1887

Gasteracantha Sect. (*Acrosomoides*) E. Simon, 1887, p. 266 (espèce type du genre : *Gasteracantha chaperi* E. Simon, 1887, p. 266 (un synonyme de *Plectana linnaei* C. A. Walckenaer, 1841, p. 163), seule espèce citée.

Ce taxon, créé par E. SIMON en 1887, est considéré par F. DAHL (1914), comme un sous genre de *Gasteracantha*. P. L. G. BENOIT (1962 *a*) en fait un genre.

Description. — Femelle : Scutum en trapèze élargi vers l'arrière, absence d'épines 3, les épines 1 minuscules, jumelées aux épines 2 qui, rejetées en arrière, forment les angles postérieurs du trapèze ; présence d'un tubercule génital ; crochet de l'épigyne creusé d'une gouttière sagittale, plus ou moins nette, à sa face postérieure.

Mâle : Scutum en demi-lune, épines réduites à des angles spiniformes ; fort dimorphisme de taille.

Répartition géographique. — Genre panafricain. En Afrique de l'Ouest se trouve *Acrosomoides linnei* (C. A. Walckenaer, 1841), remplacé en Afrique de l'Est par *Acrosomoides tetraedra* (C. A. Walckenaer, 1841), et à Madagascar par l'espèce endémique *Acrosomoides acrosomoides* (O. Pickard Cambridge, 1879) ; le tout forme un vaste cline ouest-est.

Acrosomoides acrosomoides (O. Pickard Cambridge, 1879)

Gasteracantha acrosomoides O. Pickard Cambridge, 1879, p. 289.
Gasteracantha acrosomoides : A. G. BUTLER, 1879 *b*, p. 731.
Gasteracantha acrosomoides : E. SIMON, 1887, p. 266.
Gasteracantha acrosomoides : P. BONNET, 1957, p. 1941.
Acrosomoides acrosomoides : F. DAHL, 1914, p. 268.
Acrosomoides acrosomoides : M. EMERIT, 1969, p. 325.

Collections : Type femelle conservé à l'University Museum d'Oxford. Autres Muséums possédant cette espèce : *MNHN*, *BMNH*, *MRAT*, *ZMHU*, *NMID*.

Source : MNHN, Paris

Répartition à Madagascar : Forêt de l'Est : Périnet, Moramanga, forêt de Didy, Ambodivoangy, Seranambe, Maroantsetra et la baie d'Antongil, Tamatave, Karianga et Vondrozo (Farafangana).

Domaine du Centre : Nord d'Ankazobe, tampoketsy d'Ambohitantely.

Nord et Sambirano : Analabana, Ampanompia (Ambanja) ; montagne d'Ambre.

Récoltes inédites : *CEM 2946* : Forêt d'Andranda, route d'Andriamena (altitude 1 200 m), *J. M. Betsch*, 2.II.1970, 2 jeunes femelles.

R. C. P. 225, station 312 : P. K. 85 sur la R. N. 27, Ihosy-Ivohibe (Haute forêt de l'Est), sur toile, *J. M. Betsch*, 5.XI.1970, 2 jeunes femelles.

Récolteurs : Espèce découverte par O. Pickard CAMBRIDGE dans des récoltes malgaches de W. CUTTER, depuis, retrouvée fréquemment.

Nombreuses récoltes anciennes, souvent mal localisées : *A. Mocquerys*, 1894 ; *E. & B. Perrot* ; *Kingdon* ; *Ch. Alluaud*, *A. Grandidier*, 1901 ; *C. Forsyth Major*, 1902 ; *R. Decary*, 1926.

Principaux récolteurs récents : *J. Millot*, 1946 à 1948 ; *R. Legendre*, 1958, 1967 ; *M. Emerit*, 1963, 1964 ; citons aussi : *Randria Phillipson*, 1953 ; *G. Randrianasolo*, 1962 ; *A. Peyrieras*, 1963 ; *P. Viette*, 1963 ; *M. Pelletier*, 1965, *P. Griveaud*, 1967.

Description. — Néallotype mâle *CEM 2807-1* (forêt de l'Est : Ambohilisaima, dans un battage, *J. Millot*, janvier ; conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (pl. 6, *B*) :

Dos de la partie céphalique du prosoma inscrit dans un carré de 0,7 mm de côté ; bord antérieur prosomien légèrement convexe ; yeux latéraux proéminents ; chélicères ayant 6 dents à leur marge antérieure, 4 dents à leur marge postérieure ; pointe postérieure du sternum réduite. Scutum, jusqu'à son repli postérieur, en demi-lune, aussi large que long ; 20 sigilles marginaux ([23]) ronds ; s_2 décalé vers l'avant par rapport aux autres sigilles antérieurs, lesquels sont disposés en 2 lignes droites divergentes ; ligne s_1 s_{11} s_{12} s_9 presque droite de chaque côté ; épines 1, 2 et 3 bien visibles sous la forme de petits cônes mucronés. Spinulation des pattes réduite à une paire d'éperons distaux à chaque tibia. Apophyse médiane du bulbe copulateur vue par sa surface externe, réniforme à base et sommet échancrés ; embolus en stylet épais, non bifide, mais dissymétrique à son extrémité.

Décors : prosoma et pattes jaune brun, portant par places des touffes de poils blancs épaissis ; opisthosoma couvert de ponctuations noires sur fond brunâtre marbré de blanc ; angles spiniformes de l'abdomen, sigilles et anneau des filières bruns.

Mesures en mm : L_1 et $L_3 = 0{,}1$; $L_2 = 0{,}15$; $L_x = 0{,}9$; $L_{y1} = 1{,}4$; $L_{y2} = 1{,}5$; $s_5\ s_6 = 0{,}5$; longueur du tibia de $P_1 = 0{,}5$; $L_{th} = 1{,}0$; $l_{th} = 0{,}7$; $L_{st} = 0{,}6$; $l_{st} = 0{,}4$; $r = 0{,}1$.

(23) Les sigilles s_{10} sont indistincts sur le néallotype, mais bien nets sur les individus mélaniques, comme le para-allotype *CEM 2777-1*.

Source : MNHN, Paris

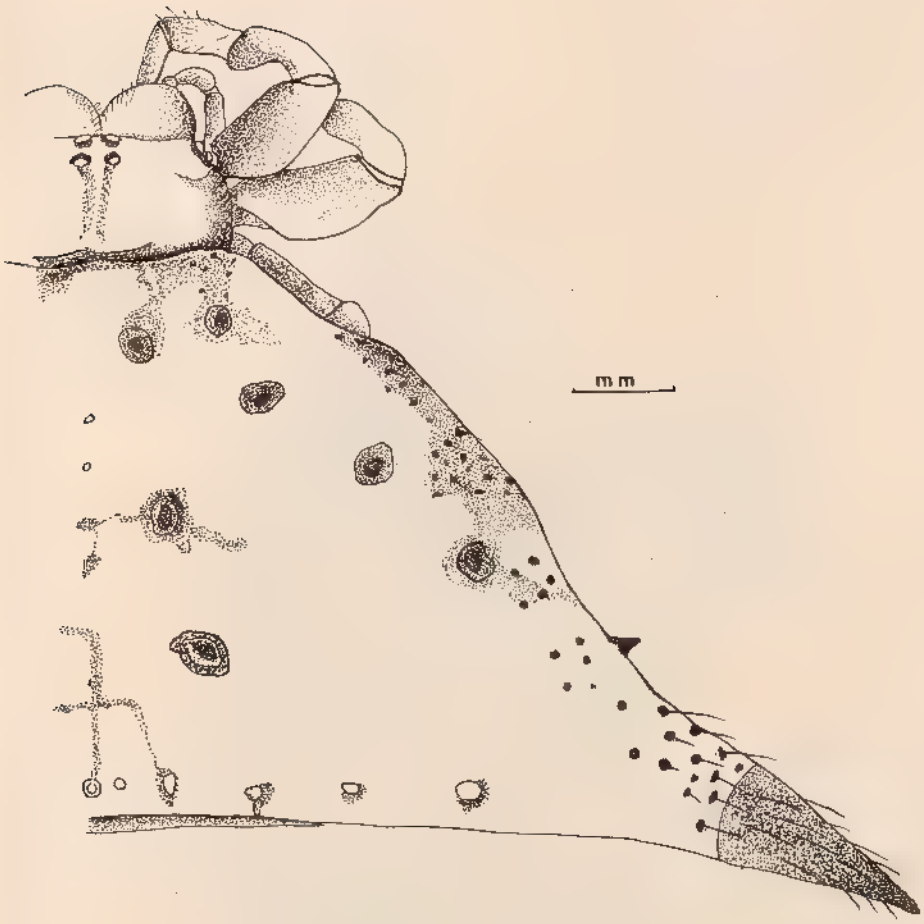


Fig. 20, *Acrosomoides acrosomoides*, femelle adulte, *CEM 2121-1*, Ambohitantely (Ankazobe), *M. Emerit*, 10.XII.1963.

Plésiotype femelle *CEM 2121-1* (Madagascar Centre, Nord d'Ankazobe, tampoketsy d'Ambohitantely, *M. Emerit*, 10.XII.1963 ; *MNHN*) (fig. 20) :

Caractères généraux selon la diagnose du genre. En plus : partie visible du dorsum prosomien rectangulaire, deux fois plus large que longue, avec un sillon longitudinal médian ; chélicère gauche avec 6 dents à chaque marge ; contrairement à l'espèce africaine *A. tetraedra* C. A. Walckenaer, le tubercule génital ([24]) n'est pas étiré en longueur et ne s'avance pas entre les

(24) Figuré pour cette espèce par P. L. G. BENOIT (1962 *a*, p. 49).

Source : MNHN, Paris

coxas 4 ; l'anneau des filières est beaucoup plus massif en arrière que chez les *Acrosomoides* africains (fig. 21) ; le crochet de l'épigyne est creusé d'une gouttière incomplète ; bourses copulatrices sphériques et écartées l'une de l'autre (fig. 22).

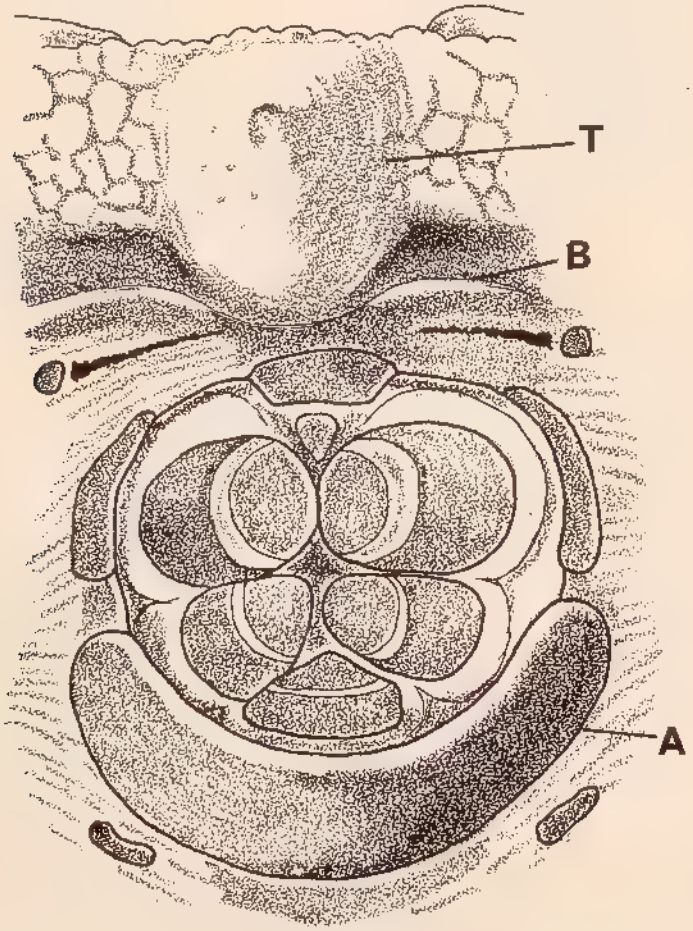


Fig. 21, région du tubercule génital (T) et de l'anneau des filières (A) d'*Acrosomoides acrosomoides*, B : bourrelet tégumentaire (bord postérieur).

Décors : prosoma et pattes jaune pâle, presque glabres (fine pilosité noirâtre clairsemée) ; sternum blanc ; scutum uniformément blanc sauf un léger assombrissement de ses bords latéro-antérieurs et des sigilles ;

Source : MNHN, Paris

épines 2 incolores à la base ([25]), brunissant à l'extrémité, face ventrale jaune pâle marbrée de blanc. Anneau des filières et tubercule génital brun clair.

Mesures en mm : $L_1 = 0,3$; $L_2 = 2,7$; $L_3 = 0$; $L_x = 5,4$; $L_{y1} = 5,8$; $L_{y2} = 6,0$; s_5 $s_6 = 2,2$; a' b' = 1,8 ; longueur du tibia de $P_1 = 1,2$; $L_{th} = 2,8$; $l_{th} = 2,2$; $L_{st} = 1,4$; $l_{st} = 1,0$.

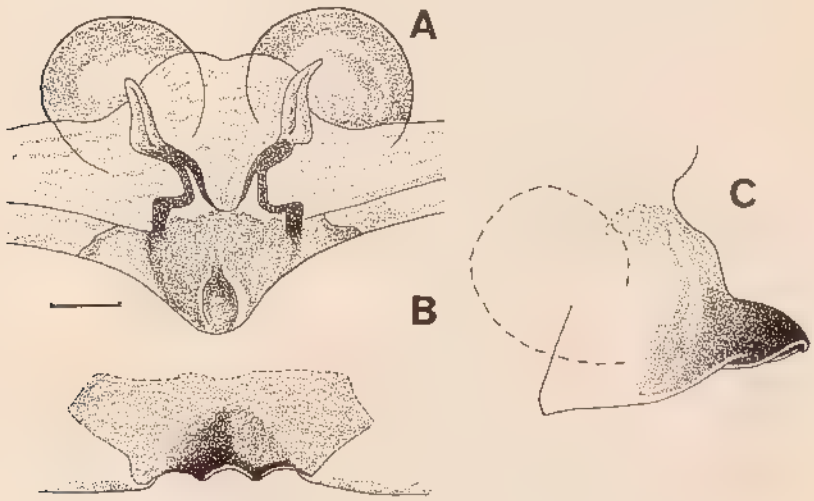


Fig. 22, épigyne d'*Acrosomoides acrosomoides*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Variabilité morphologique. — La forme et les proportions du scutum varient peu chez les femelles, mais les épines 1 peuvent disparaître presque totalement et les épines 2 présenter des différences de longueur d'un individu à l'autre, (exemple : valeur moyenne de L_2 pour une population de terrain de 21 femelles = 2,07 mm avec un écart type de 0,64) ; leur orientation reste toutefois constante.

Colorations et décor scutal assez bien fixés chez les femelles, mais les mâles présentent des formes claires et des formes mélaniques ; chez ces derniers, il existe une variabilité de taille de l'opisthosoma, comparable à celle que l'on observe chez les mâles des *Gasteracantha*. Le tableau suivant ([26]) en donne une idée :

6 mâles d'*Acrosomoides acrosomoides* (dont 5 adultes).

---

(25) Voir remarque de la page 20.
(26) A substituer au tableau I (où deux erreurs se sont glissées) de M. EMERIT (1969, 1970 *a*).

Source : MNHN, Paris

Distance entre les yeux médians postérieurs	moyenne : 0,15 mm ($\overline{X}$)	écart type : 0,006 (σ)
Longueur de la partie dorsocéphalique du prosoma	0,76	0,10
Largeur du prosoma au niveau des yeux latéraux	0,74	0,02
Longueur de l'opisthosoma (L_{y2})	1,65	0,44
Largeur de l'opisthosoma entre épines 1 et 2 : ($2\ L_x$)	1,96	0,40

Les caractères biométriques des femelles sont donnés dans un travail récent (M. EMERIT, 1969).

Une étude trichobothriotaxique y figure également : elle montre que les femelles mûres présentent un niveau de développement équivalent à celui des quatrième nymphes de *Gasteracantha versicolor*, avec toutefois une fluctuation vers le stade V.

E. Genre **Madacantha** M. Emerit, 1970

Madacantha M. Emerit, 1970 *a*, p. 853 (espèce type du genre : *Gasteracantha nossibeana* E. Strand, 1916, p. 64).

Une seule espèce.

Madacantha nossibeana (E. Strand, 1916)

Gasteracantha nossibeana E. Strand, 1916 *b*, p. 64.
Gasteracantha nossibeana : P. BONNET, 1957, p. 1962.
Madacantha nossibeana : M. EMERIT, 1969 (*n. ms.*), 1970 *a*, p. 853.
Gasteracantha rhomboidea ssp. *madagascariensis* P. L. G. Benoit, 1964, p. 50 (*nec* A. VINSON).

Collections : Holotype femelle au Senckenberg Museum, Francfort sur le Main ; Néallotype mâle au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Une femelle au *MRAT*.

Récoltes et historique : Espèce endémique de Nosy Be et de l'îlot de Nosy Komba, récoltée pour la première fois par C. EBENAU en 1898, retrouvée plusieurs fois depuis dans les mêmes localités par J. MILLOT, Andria ROBINSON (1958), R. LEGENDRE (1958, 1960), M. EMERIT (1965).

E. STRAND décrit cet animal pour la première fois en 1916 sous le nom de *Gasteracantha nossibeana*, conservé par P. BONNET dans *Bibliographia araneorum*. P. L. G. BENOIT met en 1964 *Gasteracantha nossibeana* en synonymie avec *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* (A. Vinson). J'ai montré en 1969 qu'en réalité cette espèce n'appartient pas au genre *Gaste-*

Source : MNHN, Paris

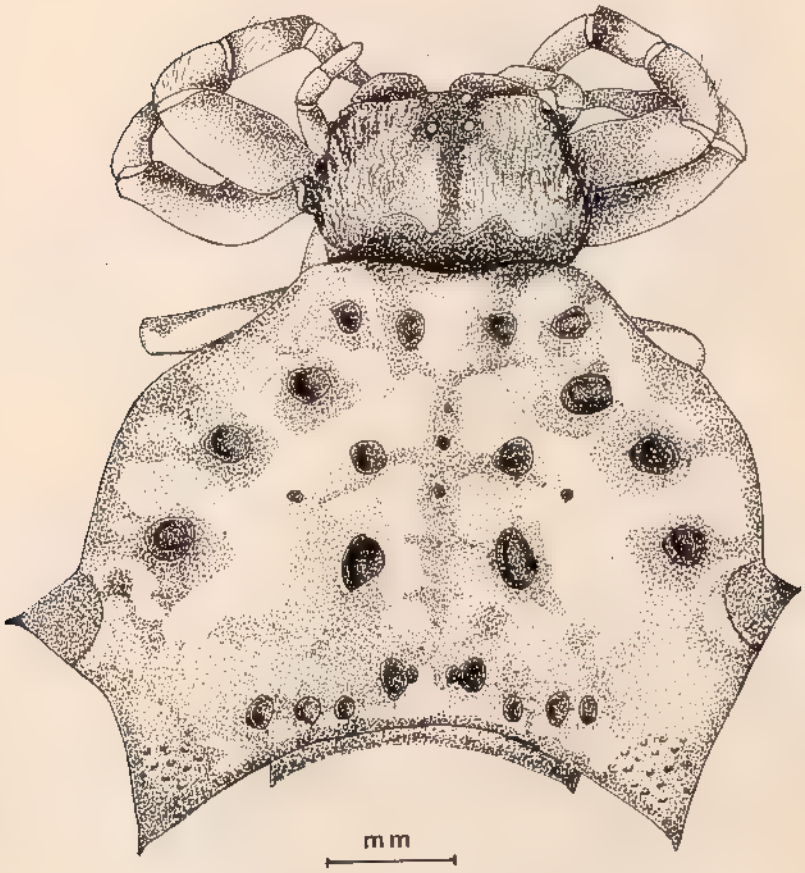


Fig. 23, *Madacantha nossibeana*,
femelle adulte, *CEM 2507*, Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 3.VI.1965.

racantha, et que ses caractères sont suffisamment originaux pour nécessiter la création du nouveau genre *Madacantha*, dont voici la diagnose :

Description. — *Caractères structuraux* :

Chez les deux sexes, profil du bord antérieur de l'opisthosoma, vu par-dessus, droit en son milieu, puis légèrement concave, enfin de plus en plus convexe en allant vers les épines 2.

Plan du dorsum opisthosomien à concavité régulière, exceptées deux surfaces en relief, à contour vague, sur lesquelles sont implantées les épines 2.

Extrémités des épines 2 et 3, vues par-dessus, circonscrites par une ligne très faiblement convexe vers l'avant.

Epines 1 et 2 jumelées, l'intervalle séparant les pointes de ces deux

Source : MNHN, Paris

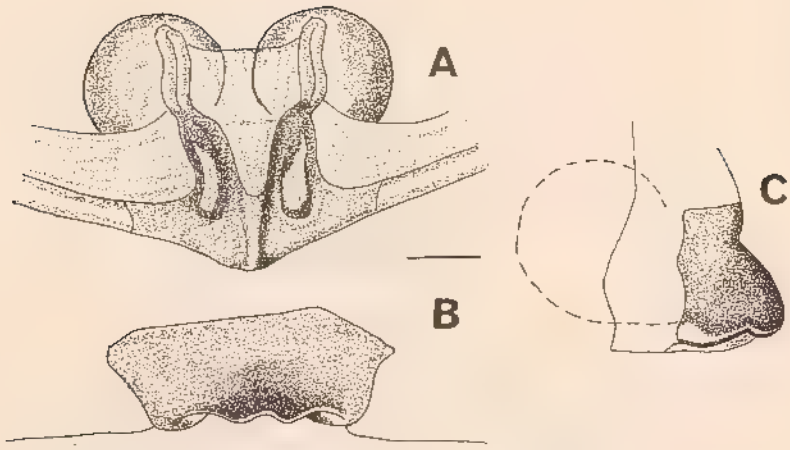


Fig. 24, épigyne de *Madacantha nossibeana*, A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

épines du même côté, égal à celui qui sépare les pointes des épines 3, lesquelles sont normalement développées.

— Base de l'épine 2 implantée au niveau du sigille 6, un peu en arrière chez la femelle.

— Sigilles arrondis, les postérieurs du trapèze plus gros que les antérieurs, les 9e et 10e partiellement fusionnés chez la femelle.

Une étude biométrique de l'animal a été faite en 1970 *a* (M. EMERIT).

Caractères pigmentaires : Prosoma avec bouclier de couleur noir brun, à brun avec une bande noire médiane, couvert d'une pilosité blanche assez dense.

Pattes brun clair, plus ou moins annelées de brun sombre à la moitié distale des articles longs.

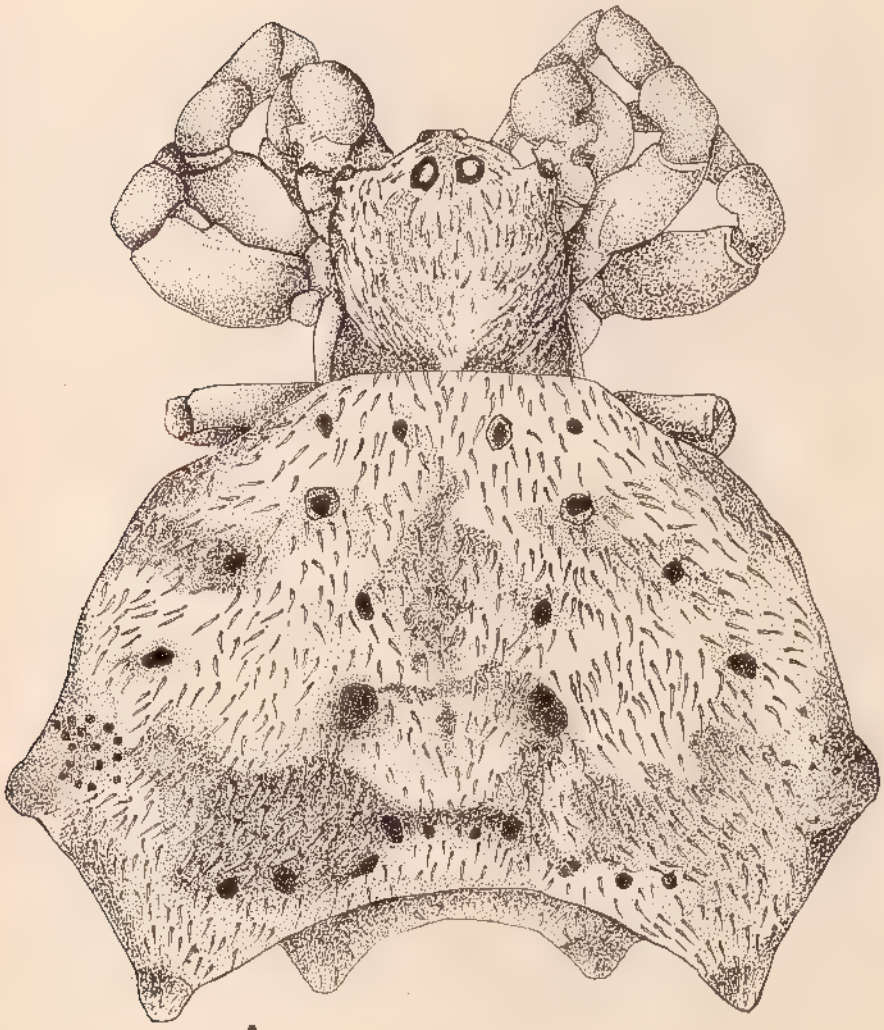
Opisthosoma olive, ou jaune clair marbré d'olivâtre, semé de ponctuations noires à la partie du bord antérieur le plus convexe de chaque côté et à la base des épines ; épines brunes ; face inférieure noire mouchetée de jaune.

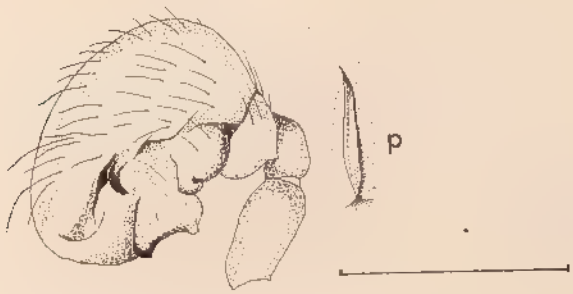
Dimorphisme sexuel : Dimorphisme de taille assez grand. Le type de E. STRAND est un peu plus grand que deux autres femelles adultes connues :

— longueur totale de l'opisthosoma (L_{y2}) : type = 4,8 mm ; femelles mûres = 3,3 et 4,5 mm ; mâles = de 1,6 à 1,8 mm ;

— largeur de l'opisthosoma entre P_1 et P_2 (2 L_x) : type = 7,0 mm ; femelles mûres = 4,6 et 5 mm ; mâles = de 1,8 à 2,4 mm ; épines coniques chez la femelle, arrondies chez le mâle ; pilosité blanche gagnant le scutum abdominal chez le mâle. Epigyne de la femelle portant une encoche en gouttière médiane à son bord postérieur (fig. 24).

Source : MNHN, Paris





BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 25, mâle de *Madacantha nossibeana*,
CEM 2511, Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit* rec., 3.VI.1965.
A, vue dorsale. — B, bulbe copulateur droit, face interne. —
p, poil du scutum « en fer de sagaie ».
Segments d'échelle = 0,5 mm.

Source : MNHN, Paris

Affinités systématiques. — *Madacantha* présente d'étroites affinités avec le genre *Acrosomoides*. La morphologie des mâles est identique ; le niveau de développement trichobothriotaxique des femelles adultes est le même (M. EMERIT 1970 *a*) et il existe chez les deux genres une pilosité spéciale à poils aplatis en lancette (fig. 25, p. 69), les différences portent sur le réseau structural et sur l'état de développement des épines 3.

Le réseau structural (fig. 26) est resté de type primitif chez les *Acrosomoides* et les *Madacantha* : au lieu d'être à mailles rectangulaires allongées comme chez les femelles adultes du genre *Gasteracantha*, il possède des génératrices transversales en forme de lignes courbes convexes vers l'avant, ce qui évoque celui d'une nymphe jeune de *Gasteracantha*. Les génératrices longitudinales sont orientées différemment chez les deux genres : elles restent parallèles et sensiblement équidistantes vers l'avant, mais sont télescopées vers l'arrière chez *Acrosomoides*, alors qu'elles s'étalent en éventail ouvert vers l'avant chez *Madacantha*. Ce dernier réseau présente une certaine ressemblance avec celui de *Thelacantha brevispina*.

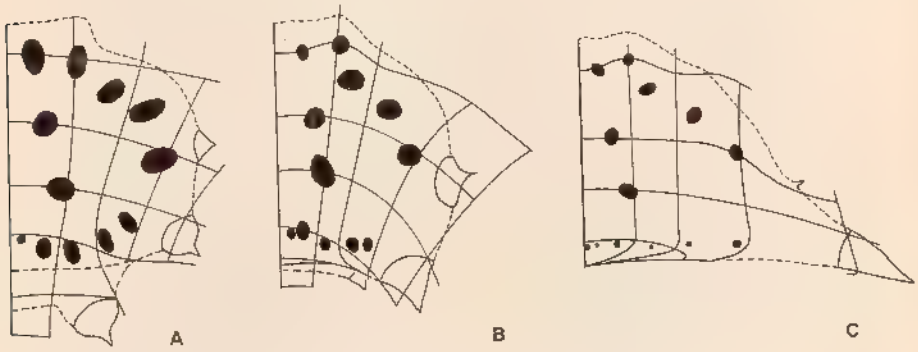


Fig. 26, réseaux structuraux de *Gasteracanthina* :
A, *Thelacantha brevispina*. — B, *Madacantha nossibeana*. — C, *Acrosomoides acrosomoides*
(Réseau figuré en traits pleins, contour de l'opisthosoma en tirets, sigilles en noir ; échelles différentes pour A, B, C).

Il est intéressant de noter également que dans le groupe des *Isoxyina*, il existe une espèce qui, faisant exception, réalise un réseau structural ressemblant énormément à celui de *Madacantha* ; il s'agit d'*Afracantha camerunensis* (T. Thorell, 1899) (= *batesi*). Il y a là un exemple de convergence entre les Gastéracanthes avec et sans tubercule génital.

La présence ou l'absence d'épines 3 peut paraître un critère générique bien faible, l'absence d'épines 1 ne permettant même pas d'établir une coupure subspécifique chez certaines Gastéracanthes. En fait, bien qu'en général, les épines 1 soient toujours relativement développées chez les *Gasteracantha*, leur disparition n'entraîne pas de grands remaniements

Source : MNHN, Paris

structuraux et peut se faire ou non au sein d'une même espèce, comme *G. s. insulicola* par exemple. L'absence d'épines 2 et 3 est beaucoup plus rare, ces épines étant par contre remarquablement présentes et bien développées chez les *Gasteracanthinae*. L'absence des épines 2 constitue un caractère générique pour le genre *Aetrocantha* F. Karsch 1879, genre validé par P. L. G. BENOIT (1964). Quant aux épines 3, les deux seuls cas où elles manquent sont l'ancien genre *Atelacantha* d'Insulinde, et le genre *Acrosomoides*, chez lequel cette lacune paraît constante d'un individu à l'autre ([27]).

F. Genre **Gasteracantha** P. A. Latreille, 1831

Gastéracanthe P. A. Latreille, 1831, p. 530 (espèce type du genre : *Aranea cancriformis* Linné, 1758, p. 1037, nº 46).

Les diagnoses du genre étant très nombreuses, se référer à P. BONNET, 1957, p. 1934.

Quelques citations importantes :

P. A. LATREILLE, 1831, p. 530 ;
E. SIMON, 1895, p. 555, 759, 762, 835, 844, 845 ;
F. DAHL, 1914, p. 241 ;
P. L. G. BENOIT, 1962 *a*, p. 50.

Synonymes (ne sont indiqués que ceux qui ne sont pas des lapsus et entrent dans la délimitation actuelle du genre) :

Acrosoma (p. p.) : M. PERTY, 1833, p. 193.
Atelacantha E. Simon, 1864, p. 285.
Collacantha E. Simon, 1864, p. 285.
Epeira (p. p.) : C. A. WALCKENAER, 1805, p. 65.
Pachypleuracantha F. Dahl, 1914, p. 241, 269.
Plectana (p. p.) : C. A. WALCKENAER, 1841, p. 150.
Pleuracantha A. W. M. van Hasselt, 1882 *b*, p. CXXIV (*n. pr.*).
Tetracantha E. Simon, 1864, p. 285.
Vibradellus R. V. Chamberlin, 1925, p. 214.

Description. — Les caractères descriptifs de ce genre sont donnés dans l'introduction de cette faune. Les quatre plus importants sont la présence d'un tubercule génital en avant des filières et d'un seul rang de sigilles en avant du trapèze médian ; l'existence chez la femelle adulte d'un réseau structural à mailles rectangulaires et à génératrices transverses subrectilignes (fig. 27), un épigyne portant un crochet aplati inséré en avant de la fente génitale et encadré par deux fossettes (fig. 2, p. 15).

Répartition géographique. — Le genre *Gasteracantha* est pantropical et équatorial. On le trouve en particulier à Madagascar dans toutes les forêts, dans les domaines de l'Est, du Centre, de l'Ouest, dans le Nord

(27) Elle est due à un blocage précoce de la croissance de l'épine au cours du développement post-embryonnaire, ce qui explique que chez quelques femelles d'*A. acrosomoides*, il existe, à la place des épines 3, de petites saillies coniques mousses qui correspondent à l'épine normale des premières nymphes.

Source : MNHN, Paris

et dans le Sambirano, mais pas dans la zone des hautes montagnes (altitude de 2 000 m et au-dessus). Il en existe aussi dans la mangrove côtière. Plusieurs sous-espèces de *G. rhomboidea* et de *G. sanguinolenta*, vivent dans les îles voisines de Madagascar (Comores, Séchelles, Maurice).

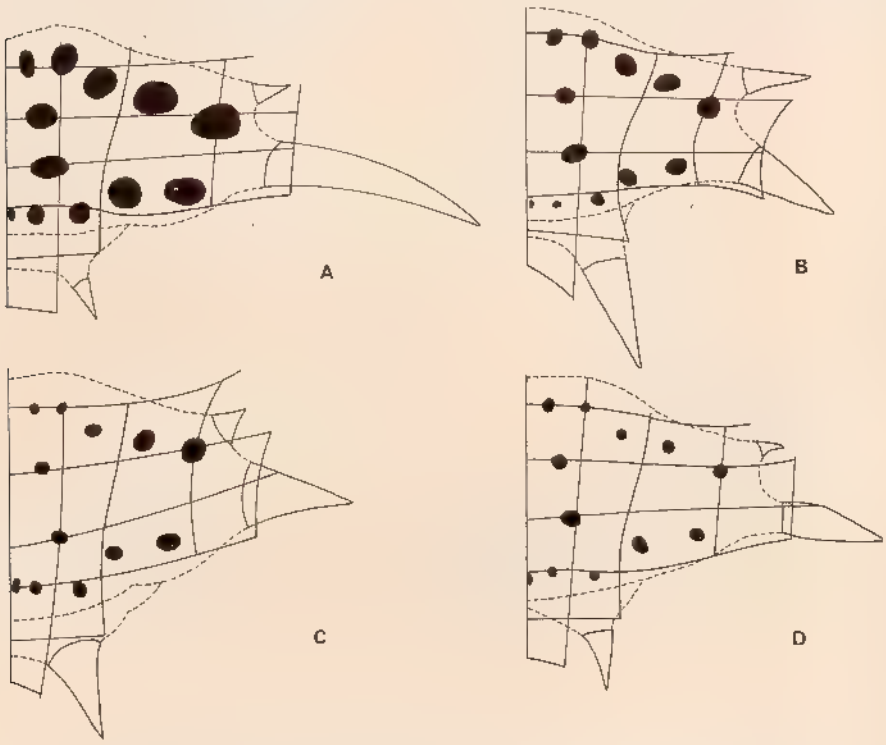


Fig. 27, réseaux structuraux de quelques espèces du genre *Gasteracantha* : A, *Gasteracantha versicolor formosa*. — B, *Gasteracantha sanguinolenta* (de l'Angola). — C, *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*. — D. *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea*.

Réseau figuré en traits pleins, contour de l'opisthosoma en tirets, sigilles en noir ; échelles différentes pour A, B, C, D.

CLÉ DES ESPÈCES DE *Gasteracantha* DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES (femelles adultes)

1. Seules les épines 3 sont présentes. Epigyne réduit à un tubercule mousse. Espèce connue de l'île Mahé, dans les Séchelles ..... **G. clarki** n. sp.

2 (3) Plus d'une paire d'épines présentes, crochet de l'épigyne en languette mousse aplatie portant ou non une dent.

3 (5) Epines 1 absentes, épines 2 et 3 présentes.

Source : MNHN, Paris

4 (7) Toutes épines présentes.

5. Pigmentation jaune verdâtre claire, le scutum tout au plus rayé transversalement de 3 bandes jaunes ou brun très pâle. Rapport L_x/L_{y1} jamais inférieur à 1, en général supérieur. Epigyne comme 7 ..... **G. sanguinolenta** C. L. Koch, 1845 (p. p.)

6. Scutum à décor allant d'une mélanisation complète à une absence totale de pigment noir. Rapport L_x/L_{y1} faible (2,7/3,2 mm : 0,8). Epigyne comme 8 ..... **G.** du groupe **rufithorax** (voir les réserves faites au sujet de l'existence à Madagascar de cette espèce).

7. Crochet de l'épigyne formant une languette dont l'axe, distalement aux replis aliformes, n'est pas recourbé vers l'arrière du corps en vue latérale, et est orienté parallèlement au plan de la fente génitale (fig. 30, p. 79). Opercule du cocon pourvu d'un cimier (du moins chez les sous-espèces malgaches). Rapport $L_2/s_5\ s_6$ statistiquement inférieur à 2,4. Epines 2 étalées latéralement, droites ou très faiblement arquées avec une tendance à l'épaississement à leur base ... . **G. sanguinolenta** C. L. Koch, 1845

8 (9) Crochet de l'épigyne formant une languette dont l'axe, vu de profil, a son extrémité plus ou moins recourbée vers l'arrière, et distalement aux replis aliformes, sort obliquement vers l'avant par rapport à la fente génitale.

9. Languette de l'épigyne en général régulièrement arquée sur toute sa longueur. Dans tous les cas, rapport $L_2/s_5\ s_6$ statistiquement inférieur ou égal à 2. Epines 2 nettement épaissies à leur base. Chélicères portant en moyenne 5 dents à la marge antérieure et 4 dents à la marge postérieure. Formule trichobothriotaxique moyenne : Pd : (00) (33) ; P_1 : (10) (55) ; P_2 : (20) (54) ; P_3 : (22) (55) ; P_4 : (32) (57) (femelle mûre). Maturité de la femelle survenant après la 5e nymphe. Opercule du cocon pourvu d'un cimier (pl. 10) .... **G. rhomboidea** F. E. Guérin Méneville, 1838

10 (11) Languette de l'épigyne paraissant, en vue latérale, recourbée à son extrémité seulement (fig. 45, p. 106 ; 47, p. 110 ; 49, p. 112 ; 51, p. 115) [28]. Rapport $L_2/s_5\ s_6$ égal ou supérieur à 2,4 ;

(28) Ce recourbement peut devenir indiscernable chez certains individus malgaches, peu nombreux, dont l'épigyne s'est empâté, et chez certaines formes africaines (*G. scapha* E. Simon).

Source : MNHN, Paris

dépassant souvent 3. Maturité sexuelle de la femelle survenant après la 6e nymphe (sauf *G. versicolor* côtières). Formule trichobothriotaxique de la femelle mûre : Pd : (00) (34) ; P_1 : (10) (66) ; P_2 : (30) (65) ; P_3 : (33) (66) ; P_4 : (43) (68). Opercule du cocon de surface homogène, sans cimier ..... **G.** du groupe **versicolor**

11. Epines 2 fortement recourbées vers l'arrière (indice de courbure $\widehat{L}_2/\overline{L}_2 = 1{,}14$) ne diminuant d'épaisseur que près de leurs extrémités, qui sont sensiblement au même niveau que l'extrémité des épines 3. Chélicères portant en moyenne 7 dents à la marge antérieure et 5 dents à la marge postérieure ..... **G. thorelli** E. Keyserling, 1864

12. Epines 2 droites ou recourbées vers l'arrière, mais, dans ce dernier cas, s'amincissant régulièrement de la base à l'extrémité, et indice de courbure plus faible (1,08), leurs extrémités ne dépassant pas une ligne passant par les extrémités des épines 3. Chélicères portant en moyenne 6 dents à la marge antérieure et 4-5 dents à la marge postérieure (comme chez *G. milvoides*).... **G. versicolor** (C. A. Walckenaer, 1841)

TABLEAU

Valeurs moyennes du rapport $L_2/s_5\ s_6$
pour diverses femelles adultes appartenant au genre *Gasteracantha*

Espèces	Sous-espèces	Moyenne	Ecart type	Nombre de données
milvoides	(non malgache)	3,79	0,41	16
thorelli		3,05	0,33	34
versicolor	*avaratrae*	2,99	0,26	4
	formosa (plateau) + forêt de l'Est)	2,73	0,45	163
	(Côte Est)	2,48	0,64	18
	(Fort-Carnot)	2,36	0,40	9
sanguinolenta	*andrefanae*	2,31	0,48	18
	bigoti	1,94	0,25	44
	mangrovae	1,74	0,29	12
	legendrei	1,51	0,19	6
	insulicola	1,18	0,17	38
rhomboidea	*madagascariensis*	1,75	0,27	224
	— (Ile Maurice)	2,04	0,10	4
	— (Diégo-Suarez)	1,44	0,52	6
	— (Sambirano)	2,00	0,09	4
	comorensis	1,61	0,18	33
	rhomboidea	1,24	0,12	7

Source : MNHN, Paris

CLÉ DES ESPÈCES DE *Gasteracantha* MALGACHES
(mâles adultes)

1 (3) Face externe (par rapport au bulbe non turgescent) de l'apophyse médiane formant une sorte de plaque dont le bord interne (face à l'embolus) est sensiblement rectiligne et porte deux denticules cornés nettement visibles à son extrémité distale ([29]) (fig. 28, *D*, *E*).

2 (5) Bord interne de la surface externe de l'apophyse médiane sinueux, ou échancré dans son tiers distal (fig. 28, *A*, *B*, *C*)

3. 4 à 6 épines (poils en radioles) le long de la face inférieure du fémur de P_4 ..... **G. sanguinolenta bigoti**

4. De 0 à 4 épines sur la face inférieure du fémur de P_4 ([30]).... ..... **G. sanguinolenta mangrovae**

5. Face externe de l'apophyse médiane en forme de S inversé très empâté, son profil interne régulièrement biconvexe (fig. 28, *A*, *B*) ; de 4 à 7 épines médio-ventrales au fémur, une à deux épines latéro-dorsales au tiers apical des tibias de P_1 et P_2 (fig. 29) ([31]).....**G. versicolor, G. thorelli**

6. Face externe de l'apophyse médiane échancrée intérieurement par une forte concavité, formant une sorte de golfe (fig. 28, *C*). De 1 à 5 épines sur la face inférieure du fémur de P_4 ; pas d'épines latéro-dorsales à P_1 et P_2..... ..... **G. rhomboidea madagascariensis**

Cette clé est donnée à titre provisoire, car les mâles de plusieurs sous-espèces de *Gasteracantha* malgaches sont encore inconnus, ou n'existent qu'en un ou deux exemplaires ; les mâles de *G. versicolor* et de *G. sanguinolenta* africaines existent en trop petit nombre pour permettre des comparaisons sûres. (Les quelques observations, citées, ici, proviennent de l'examen de 11 *G. versicolor* et d'une seule *G. sanguinolenta*, le tout récolté au Congo ([32]).)

---

(29) Remplacés par une énorme dent distale aplatie chez une *G. sanguinolenta* africaine.

(30) 0 épines chez la *G. sanguinolenta* d'Afrique.

(31) Spinotaxie identique chez 11 *G. versicolor* du Congo, mais existence d'une forte dent médiane aplatie, naissant du bord interne de la plaque formée par la face externe de l'apophyse médiane).

(32) *MRAT* n° 135433. Kivu, vallée de la moyenne Semliki, *R. P. M. Lejeune*, 8. VIII. 1968, *Gasteracantha sanguinolenta*. M. T. n° 127699, Katanga, Karapa, galerie forestière, *J. Bafort*, II. 1965, *Gasteracantha versicolor*. Je remercie ici monsieur le professeur P. L. G. BENOIT, du Musée Royal de l'Afrique centrale à Tervuren, qui m'a communiqué, pour étude commune, cette petite collection inédite.

Source : MNHN, Paris

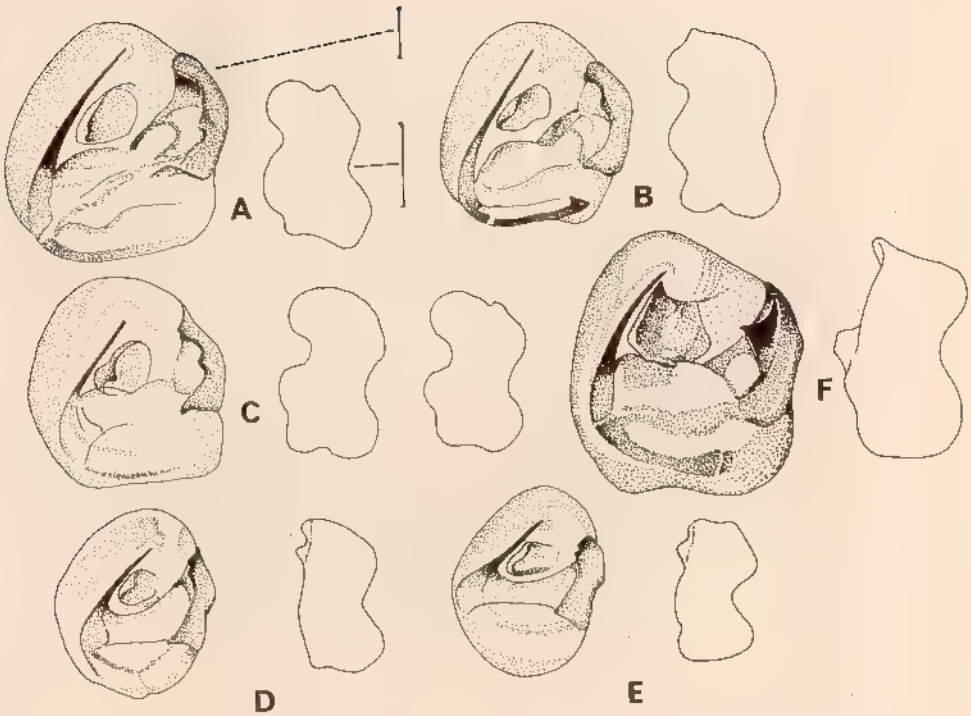


Fig. 28, bulbe copulateur gauche (ou droit inversé) (face interne) de six *Gasteracantha* (dont 5 de Madagascar), et apophyse médiane correspondante (face externe) (dessin de droite) : A, *G. versicolor formosa* (*CEM 2172-26*, Angavokely, *M. Emerit*, 3.V.1964). — B, *G. thorelli* (*CEM 2497-27*, Nosy Be, Lokobe, *M. Emerit*, 5.VI.1965). — C, *G. rhomboidea madagascariensis* (*CEM 2811*) (bulbe et apophyse de droite) et (*CEM 2810*) (apophyse de gauche) (Nord-Est de Madagascar, *J. Millot*, det.). — D. *G. sanguinolenta mangrovae* (*CEM 2496-1*, Nosy Be, mangrove, *M. Emerit*, 4.VI.1965). — E. *G. s. bigoti* (*CEM 2358-1*, Tuléar, mangrove sud-ouest, *M. Emerit*, 15.IV.1965). — F. *G. versicolor* africaine (*MRAC* n° 127699 p. p., Katanga, Karapa, *J. Bafort*, II.1965).

(Les segments d'échelle correspondent à 0,1 mm).

D'autre part, se pose un délicat problème de hiérarchie des caractères utilisés : faut-il donner la priorité à la spinulation des pattes, ce qui reviendrait à ramener *G. sanguinolenta bigoti* dans le groupe espèce *versicolor* ? Il convient de remarquer que l'un des deux types de spinulation dérive de l'autre par adjonction d'épines supplémentaires à un modèle commun, ce qui rend vraisemblable l'existence de convergences évolutives, sous la dépendance de la longueur du développement post-embryonnaire ([33]). Cette spinotaxie présente de plus des variations individuelles considérables qui seront évoquées plus loin.

(33) Voir aussi l'hypothèse de la p. 164.

Source : MNHN, Paris

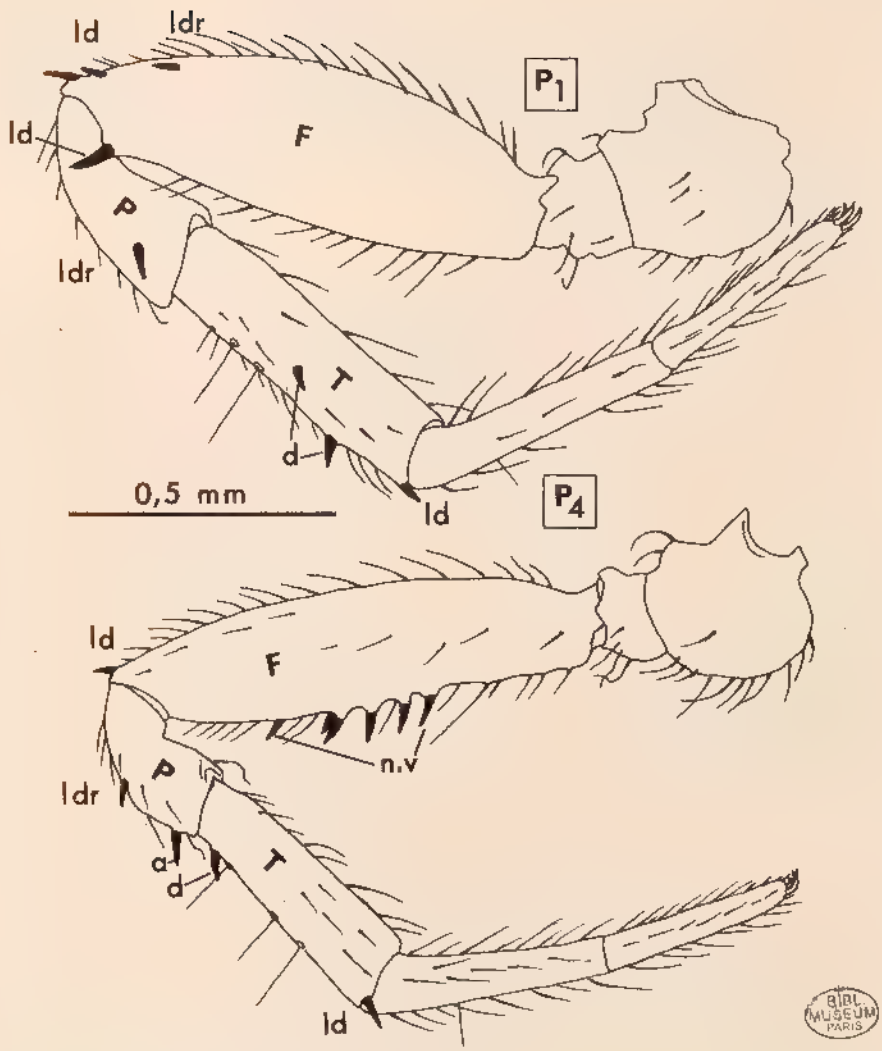


Fig. 29, spinotaxie des pattes 1 et 4 d'un mâle adulte de *Gasteracantha versicolor formosa* : *CEM 2172-26*, Angavokely, *M. Emerit*, 3.V.1964 ; nv : épines médio-ventrales ; ld : épines latéro-distales ; ldr : épines latéro-dorsales ; d : épines dorsales du tibia ; a : épines apicales. F,P,T : fémur, patelle, tibia.

a. **Gasteracantha sanguinolenta** C. L. Koch, 1845

C. L. Koch, 1845, p. 51.
F. DAHL, 1914, p. 272, 278.
P. BONNET, 1957, p. 1965.
P. L. G. BENOIT, 1962 *a*, p. 51, 63.
M. EMERIT, 1969, p. 301 à 305.

Source : MNHN, Paris

Synonymes : *Gasteracantha sanguinolenta* a été décrite pour la première fois par C. L. KOCH en 1845 sur un échantillon en provenance du Cap de Bonne-Espérance.

En 1914, F. DAHL, regroupe 13 espèces sous cette désignation, espèce type comprise. Neuf d'entre elles restent valables comme synonymes ; il s'agit de :

G. ensifera T. Thorell, 1859, p. 302.
G. ornata T. Thorell, 1859, p. 302.
G. lepida O. Pickard-Cambridge, 1870, p. 819-821.
G. radiata A. Gerstäcker, 1873, p. 488.
G. nana A. G. Butler, 1873, p. 161.
G. schweinfurthi E. Simon, 1890, p. 100.
G. macrura R. I. Pocock, 1898, p. 438.
G. spenceri R. I. Pocock, 1900, p. 324.
G. abyssinica E. Strand, 1907 *b*, p. 737.

En 1962 *b* et 1964 P. L. G. BENOIT ajoute en synonymie à *G. sanguinolenta* les espèces suivantes :

G. impotens A. Gerstäcker, 1873, p. 491.
G. importuna O. Pickard Cambridge, 1879, p. 286.
G. molesta O. Pickard Cambridge, 1879, p. 286.
G. sodalis O. Pickard Cambridge, 1898, p. 388.
G. scapha non Gerst. E. Simon, 1904, p. 442.
G. occidentalis F. Dahl, 1914, p. 274, 283.

Collections : L'holotype de C. L. KOCH semble être perdu. Localisation des types d'espèces mises en synonymie : *G. macrura*, *G. spenceri*, *G. sodalis* : British Museum (N. H.). *G. lepida* : University Museum of Oxford. *G. ornata* : Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm. *G. scapha* non Gerst., *G. schweinfurthi* : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. *G. abyssinica* : Museo zoologico de « La Specola », Florence.

Gasteracantha sanguinolenta (ou ses synonymes) est l'espèce de la sous-famille la mieux représentée dans les collections des Muséums : *MRAT* : 1 600 exemplaires, *ZMHU* : plus de 2 100 exemplaires. Autres collections : *MNHN*, *BMNH*, *HDEO*, *SMF*, *MCZ*, *PAN*, *MHNG*, *NRS*, *NMP*, *NMID*.

Description et répartition géographique. — Les caractères d'identification ressortent de la clé. Crochet de l'épigyne droit, bien que d'orientation très variable par rapport au corps (fig. 30). Espèce très polymorphe. La confusion la plus complète règne dans la systématique interne de ce que plusieurs « réunisseurs » (F. DAHL, P. BONNET, P. L. G. BENOIT), ont regroupé sous ce nom de *Gasteracantha sanguinolenta*. En effet, il est rigoureusement impossible de trouver une corrélation entre la géographie et l'existence des multiples variétés signalées.

P. L. G. BENOIT constatant l'existence de deux « formes » parmi tout ce qui a été décrit, l'une rayée de noir, l'autre à scutum uni, a émis l'hypothèse (1962 *a*, p. 66) qu'il existerait deux biotypes, l'un inféodé aux zones forestières humides, l'autre de savane ou de forêts sèches. Malheureusement les riches récoltes observées ne sont pas étiquetées du terrain avec assez de précision.

Il existe probablement au sein de cette espèce à répartition géographique très vaste, panafricaine (fig. 31) une spéciation en mosaïque à

Source : MNHN, Paris

l'échelle continentale, un petit biotope local sélectionnant telle ou telle mutation préadaptée, sans que l'emplacement géographique n'intervienne par lui-même. Par contre le canal de Mozambique joue un rôle de barrière géographique puissante, ne laissant s'installer dans telle ou telle île qu'une ou deux mutations à la fois.

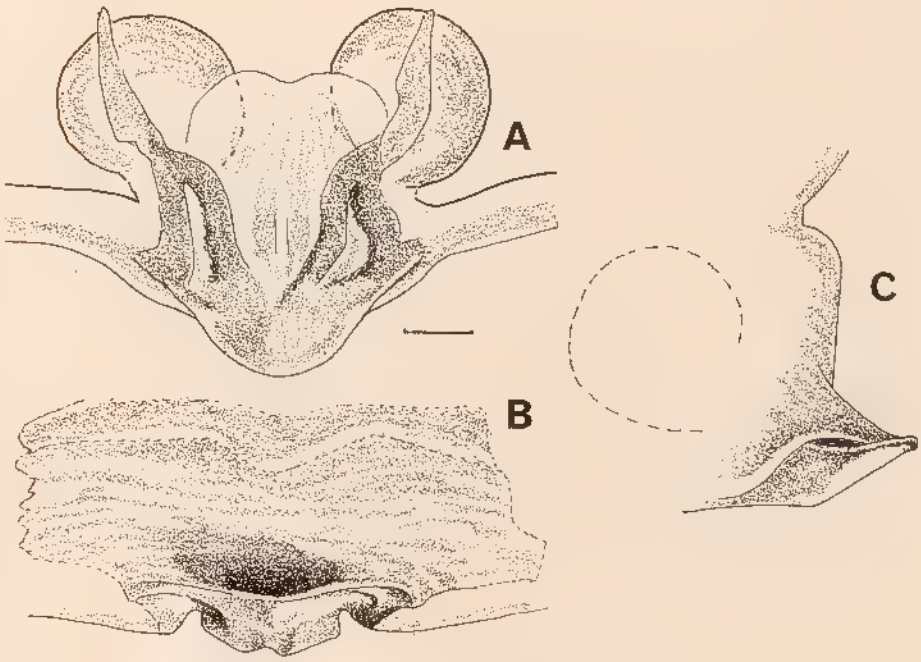


Fig. 30, épigyne de *Gasteracantha sanguinolenta* d'Afrique du Sud, *CEM 2955* et *NMP* n° 5481 p. p., Noodsberg, Wattle plant, *R. F. et A. Lawrence*, V.1951. De haut en bas : vue postérieure, ventrale, latérale.

(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

CLÉ DES SOUS-ESPÈCES DE MADAGASCAR ET DES ILES VOISINES

En utilisant cette clé, ainsi que celle de l'espèce suivante, on ne perdra pas de vue le fait que la séparation des sous-espèces citées découle essentiellement de l'analyse statistique des rapports scutaux des populations de terrain (M. EMERIT 1969) ; les caractères utilisés ici sont souvent relatifs ; le décor du scutum par exemple, ne mérite souvent pas la confiance que lui accorde O. Pickard CAMBRIDGE (1879) et ne peut être utilisé que lié à la répartition biogéographique.

Source : MNHN, Paris

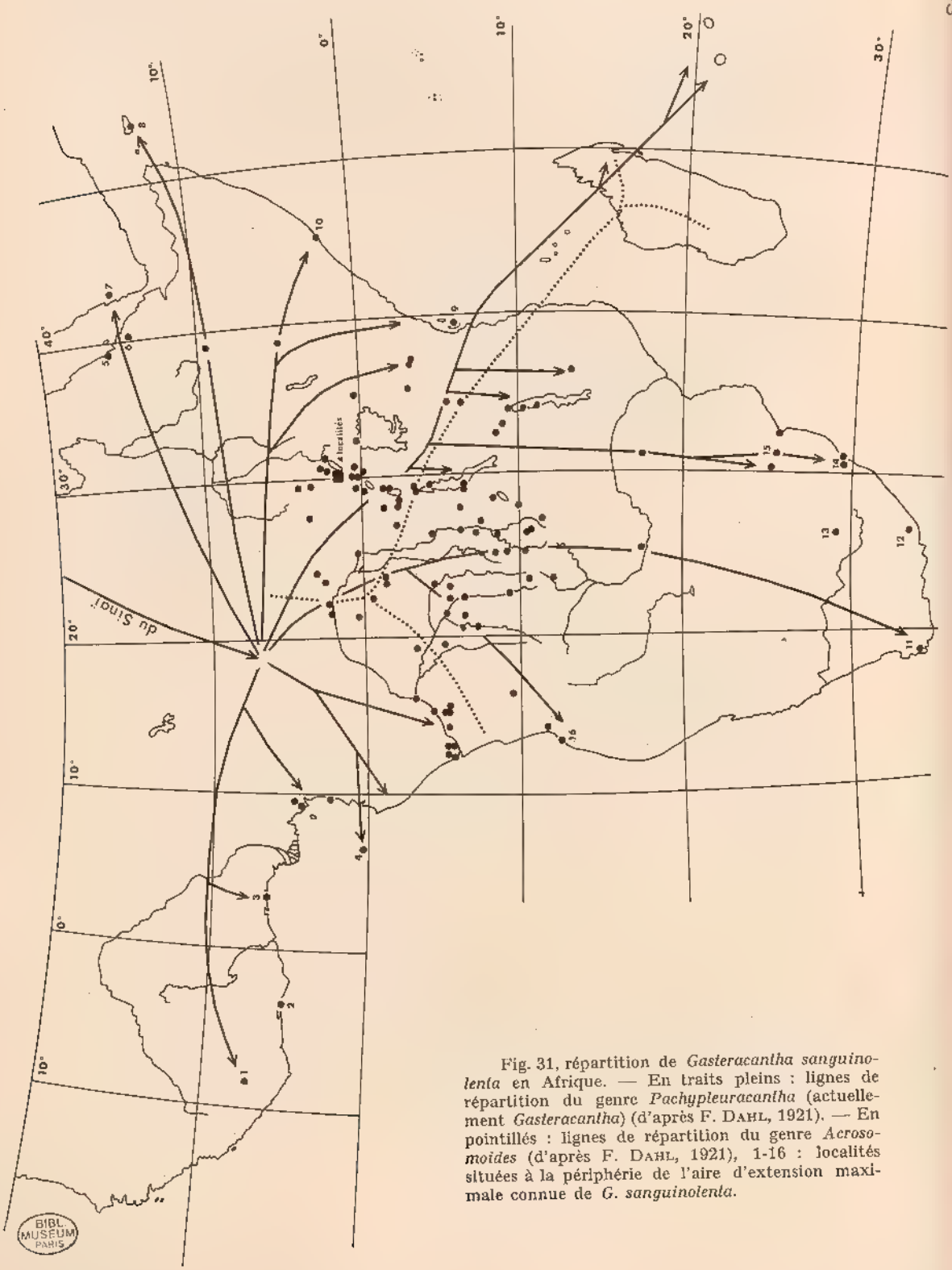


Fig. 31, répartition de *Gasteracantha sanguinolenta* en Afrique. — En traits pleins : lignes de répartition du genre *Pachypleuracantha* (actuellement *Gasteracantha*) (d'après F. DAHL, 1921). — En pointillés : lignes de répartition du genre *Acrosomoides* (d'après F. DAHL, 1921), 1-16 : localités situées à la périphérie de l'aire d'extension maximale connue de *G. sanguinolenta*.

BIBL. MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

1. Epines 1 absentes ou rudimentaires ($L_1/L_x < 1/8$ chez les femelles adultes). Epines 2 et 3 normalement développées, rapport L_2/s_5 s_6 très faible (de l'ordre de 1,1) et peu variable. Scutum généralement jaune clair verdâtre, quelquefois rayé transversalement de brun clair. Endémique insulaire..... .....**G. s. insulicola** n. subsp.

2 (3) Toutes les épines du scutum présentes ($L_1/L_x > 1/8$ chez les femelles adultes).

3 (5) Espèce vivant dans la mangrove côtière.

4. Espèce vivant dans le biotope forestier primaire de l'Ouest de Madagascar. Très forte variation du rapport L_2/s_5 s_6, qui peut dépasser 2 .....**G. s. andrefanae** n. subsp.

5. Scutum à bandes transversales noires et jaunes. Epines, prosoma et pattes noirs. Mangrove du Nord de Madagascar... .....**G. s. mangrovae** n. subsp.

6 (7) Scutum uni ou tout au plus faiblement rayé.

7. Rapport L_2/s_5 s_6 voisin de 2. Mangrove du Sud-Est de Madagascar .....**G. s. bigoti** n. subsp.

8. Rapport L_2/s_5 s_6 de l'ordre de 1,5. Mangrove de l'île Europa... .....**G. s. legendrei** n. subsp.

Gasteracantha sanguinolenta insulicola n. subsp. (pl. 4, *F*)

G. rhomboidea seychellae M. Emerit, 1969, p. 315 (*n. ms.*).

Type. — Holotype femelle *CEM 2671* (10.5.1, 1.2.10.05, *p. p.*), Saint Pierre, *Percy Sladen Trust* expedition, 1905, femelle adulte (British Museum, Natural History).

Description. — Partie céphalique du dorsum prosomien rectangulaire, avec un net sillon longitudinal ; yeux sub-égaux, le trapèze des yeux médians plus large vers l'arrière (rapport des bases : 1,4). Marges des chélicères à 5 dents antérieures et 6 dents postérieures, ces dernières doublées intérieurement par 5 petits tubercules. Scutum deux fois plus large que long, glabre, à épines 2 et 3 courtes, mais normales pour l'espèce, épines 1 atrophiées (présente du côté droit, disparue du côté gauche) ; épines étalées horizontalement.

Décors : prosoma, sigilles, épines, chélicères, lames maxillaires et sternum ocre jaune, ce dernier fovéolé de blanc crème ; scutum blanc crème uni ; pattes ocre jaune avec tarses rembrunis ; face ventrale jaune avec un

Source : MNHN, Paris

semis de taches ivoire sur l'opisthosoma ; griffes des chélicères, tubercule génital et anneau des filières brun rouge.

Epigyne à crochet droit (fig. 32, *C*).

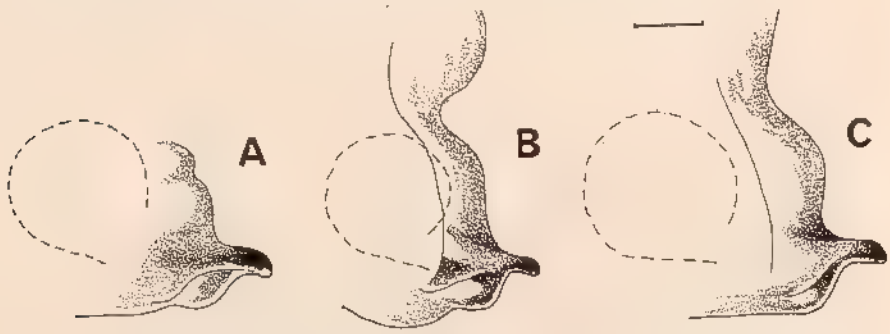


Fig. 32, épigynes de *Gasteracantha sanguinolenta* insulaires : A, *G. s. mangrovae* (*CEM 2494*, Nosy Be, mangrove, *M. Emerit*, 4.VI.1965). — B, *G. s. legendrei* (*CEM 2559-1*), île Europa, mangrove, *R. Legendre*, IV.1964). — C, *G. s. insulicola* (*CEM 2671*, St-Pierre, *Percy Sladen Trust Expedition*, 1905). (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Mesures en mm : $L_1 = 0,3$; $L_2 = 1,8$; $L_3 = 0,9$; $L_x = 4,9$; $L_{y1} = 4,6$; $L_{y2} = 5,3$; $a' b' = 1,3$; longueur du tibia de $P_1 = 1,6$; $L_{th} = 2,9$; $l_{th} = 2,4$; $L_{st} = 1,6$; $l_{st} = 1,2$; $L_2/s_5\ s_6 = 1,28$.

Formule trichobothriotaxique correspondant au stade VII de *G. versicolor* :

$$\frac{g}{dr} : Pd : \frac{(00)\ (24)}{(00)\ (24)} ;\ P_1 : \frac{(10)\ (56)}{abs.} ;\ P_2 : \frac{(30)\ (65)}{(20)\ (45)} ;\ P_3 : \frac{(33)\ (56)}{(32)\ (46)} ;\ P_4 : \frac{(53)\ (59)}{(53)\ (57)}$$

Mâle inconnu.

Paratypes au British Museum (N. H.) ; même récolteur et date de récolte ; localités de récolte : îles Astove, Cerf, Saint Pierre, Farquhar.

Les animaux de ces quatre localités ne présentent aucune différence apparente. La série de Farquhar (36 femelles mûres et 6 immatures) a fait l'objet d'une étude biométrique (M. EMERIT 1969) Rapport L_1/L_x très faible, inférieur à 1/8, disparition complète des épines 1 chez le 1/3 des femelles mûres. Réduction des épines 2 par rapport au corps encore plus grande que chez *G. sanguinolenta bigoti*. Régressions : $L_2 = 0,25\ L_x - 3$ mm) contre ($L_2 = 0,65\ L_x - 6$ mm) pour la 2e sous-espèce. La faiblesse du rapport $L_2/s_5\ s_6$ ($X = 1,18$; $\sigma = 0,17$; $n = 38$) rapproche cette sous-espèce de certaines *G. sanguinolenta* africaines comme les *G. sodalis* de l'île de Sokotra qui vivent toutefois à une altitude plus grande (allant jusqu'à 1 500 m).

Source : MNHN, Paris

Gasteracantha sanguinolenta andrefanae n. subsp.
(pl. 4, *C*)

(du mot malgache *andrefana* = ouest, le mot latin *occidentalis* étant préoccupé)

G. rhomboidea andrefanae M. Emerit, 1969, p. 313 (*n. ms.*).

Type. — Holotype *CEM 2037* : Côte Ouest, entre Morondava et Mitsinjo, *Ch. Domergue*, IX.X.1960, femelle adulte (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Description. — Partie céphalique du prosoma rectangulaire avec un faible sillon longitudinal ; trapèze des yeux médians plus large en arrière (rapport des bases : 1,5) ; marges des chélicères à 6 dents antérieures, 4 dents postérieures. Scutum un peu plus de 2 fois plus large que long, à épines bien développées et étalées, les épines 2 un peu courbes ; sigilles arrondis, les postérieurs du trapèze médian un peu plus gros que les antérieurs.

Décors : prosoma, épines, chélicères, lames maxillaires ocre jaune ; sigilles, sternum, plaques striées, tubercule génital et anneau des filières brun rouge ; scutum crème clair ; pattes orange virant vers l'acajou à partir de la patelle ; face ventrale de l'abdomen ocre jaune.

Mesures en mm : $L_1 = 0,8$; $L_2 = 2,7$; $L_3 = 1,0$; $L_x = 5,2$; $L_{y1} = 4,2$; $L_{y2} = 4,6$; $a' b' = 1,5$; longueur du tibia de $P_1 = 1,4$; $L_{th} = 2,9$; $l_{th} = 2,2$; $L_{st} = 1,4$; $l_{st} = 1,1$; $L_2/s_5\ s_6 = 1,8$.

Formule trichobothriotaxique correspondant à la nymphe VI de *G. versicolor* :

$$\frac{g}{dr} : \text{Pd} : \frac{(00)\,(23)}{(00)\,(23)} ;\ P_1 : \frac{(10)\,(44)}{(10)\,(44)} ;\ P_2 : \frac{(20)\,(43)}{(20)\,(54)} ;\ P_3 : \frac{(22)\,(54)}{(22)\,(45)} ;\ P_4 : \frac{(42)\,(57)}{(43)\,(57)}$$

Paratypes au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
Mâle inconnu.

Répartition (fig. 58). — Nord et Sambirano : Ambilobe (Ankarana), Ampanasy Marovatoantsavoka (Ambanja), Ampijoroa (Tsaramandroso) (Ankarafantsika), Maromandia et contreforts du Tsaratanana (altitude 1 200 m), Majunga, Maevatanana, Bongolava.

Ouest : forêt de Tsimiembo (Ambereny) (Antsalova), forêt d'Antsingy Sud (Bekopaka), gorges de la Manombo (Andoharano), Ambolisatra (Sud de Tuléar).

Récolteurs : *G. Grandidier*, *Dr Decorse*, 1899 ; *J. Millot*, 1923, 1946, 1962 ; *R. Paulian*, 1949 ; *R. Legendre*, 1959 ; *Ch. Domergue*, 1960 ; *P. Malzy*, *P. Viette*, 1963 ; *P. Soga*, 1964 ; *J. Duflos*, 1964 ; *M. Pelletier*, 1965.

Récoltes inédites : n° 1068-91 *MNHN* : Morondava, *Douliot*, 15.VI. 1891 *CEM* 3637 : baie de Baly, *Ch. Blanc*, 2.II.1973.

Source : MNHN, Paris

Variabilité morphologique. — Biométrie établie pour 18 femelles adultes de diverses localités (M. EMERIT 1969). Ces animaux convergent vers *G. versicolor* par certains caractères : réduction des épines 3 (L_2/L_3 variant de 2,0 à 4,5) dimensions du scutum ($L_2 = 1,2\ L_{y1} - 0,3$ mm), mais le rapport L_1/L_x est le même que chez *G. rhomboidea madagascariensis*, ainsi que le rapport L_2/L_x (bien que certaines valeurs individuelles puissent dépasser la moyenne de *G. versicolor*). Rapport $L_2/s_5\ s_6$, très variable, fluctuant de 1,60 à 3,16 ($\bar{X}$: 2,31). Epigyne à crochet droit (fig. 33).

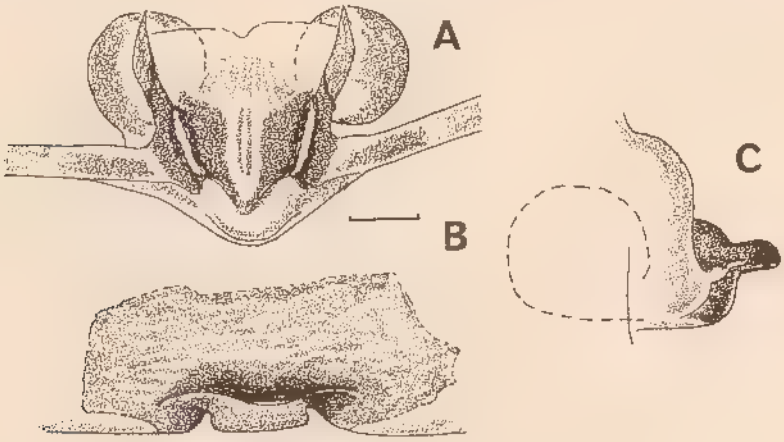


Fig. 33, épigyne de *Gasteracantha sanguinolenta andrefanae* n. subsp., A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale,
(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Gasteracantha sanguinolenta bigoti n. subsp.
(fig. 34 ; pl. 4, *D*)

(sous-espèce dédiée au premier récolteur Louis BIGOT)

G. rhomboidea bigoti M. Emerit, 1969, p. 311 (*n. ms.*).

Type. — Holotype *CEM 2358-2* : mangrove au Sud de Tuléar, *M. Emerit*, 15.VI.1965, femelle adulte (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Description. — Partie céphalique du dorsum prosomien et scutum ressemblant à ceux de la sous-espèce précédente, mais épines un peu moins longues, obtusément coniques, les deux premières paires jumelées davantage, scutum un peu moins élargi ; marges des chélicères à 7 dents antérieures et 5 dents postérieures (la formule dentaire moyenne est 6-5 pour cette sous-espèce).

Source : MNHN, Paris

Décors : prosoma, épines, chélicères, lames maxillaires et sternum ocre jaune, ce dernier avec une tache crème ; opisthosoma crème clair, ses bords et sa face ventrale finement ponctués de brun ; pattes à fémur ocre jaune, les autres articles brun acajou, sauf leur base plus claire ; griffes des chélicères, pédipalpes, plaques striées, tubercule génital, anneau des filières brun acajou.

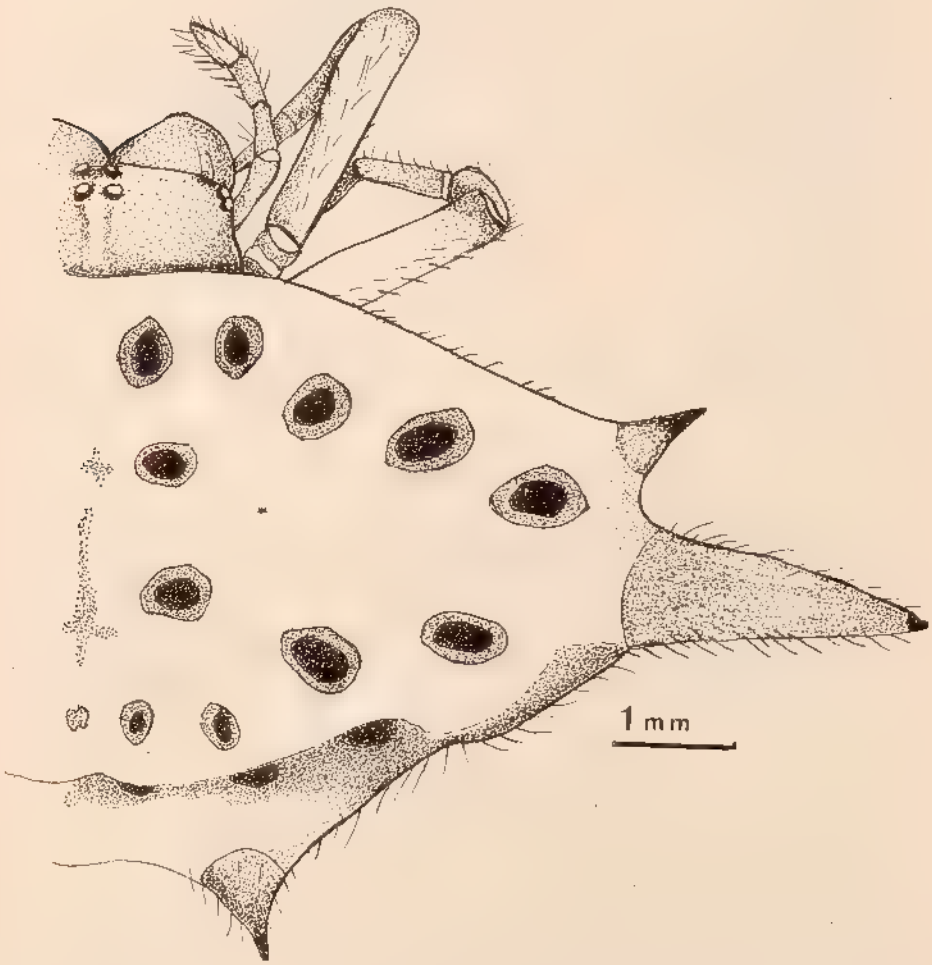


Fig. 34, *Gasteracantha sanguinolenta bigoti* n. subsp., femelle adulte, *CEM 2378-1*, Tuléar, mangrove Sud-Ouest, *M. Emerit*, 15.IV.1965 (paratype).

Mesures en mm : $L_1 = 1,2$; $L_2 = 2,5$; $L_3 = 1,0$; $L_x = 5,2$; $L_{y1} = 4,6$; $L_{y2} = 5,2$; $a' b' = 1,2$; longueur du tibia de $P_1 = 1,4$; $L_{th} = 2,7$; $l_{th} = 2,1$; $L_{st} = 1,5$; $l_{st} = 1,1$; $L_2/s_5\ s_6 = 1,78$.

Source : MNHN, Paris

Formule trichobothriotaxique (correspondant au stade VI de *G. versicolor*) :

$$\frac{g}{dr} : Pd : \frac{(00)\,(33)}{(00)\,(33)} ;\ P_1 : \frac{(10)\,(55)}{(10)\,(66)} ;\ P_2 : \frac{(10)\,(54)}{(10)\,(53)} ;\ P_3 : \frac{(12)\,(45)}{(10)\,(54)} ;\ P_4 : \frac{(43)\,(47)}{(43)\,(48)}$$

Allotype *CEM 2358-1* (mêmes références d'origine que l'holotype) (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (pl. 4, *A*) :

Prosoma piriforme granuleux ; marges des chélicères : 4 dents antérieures, deux dents postérieures. Profil scutal sub-circulaire ; Epines virtuelles ; repli scutal presque droit, légèrement concave vers l'avant ; 18 sigilles marginaux arrondis. Disposition des épines en radioles sur les pattes :

	P_1	P_2	P_3	P_4
Fémur				
Epines médio-ventrales	0	1-2	0	4-6
Epines latéro-distales	7	4	1	2
Epines latéro-dorsales au tiers apical	2	1	0	0
Patelle				
Epines apicales	1	1	1	1
Epines latéro-dorsales	1	1	0	2
Tibia				
Epines dorsales	2	1	0-1	2
Epines latéro-distales	2	2	1-2	2

Décors : prosoma brun havane s'éclaircissant dans sa partie centrale. Opisthosoma jaune crème panaché de gris olive ; sigilles gris ; sont brun acajou : les bulbes copulateurs, les chélicères et lames maxillaires, le sternum, l'anneau des filières, le bouclier génital et partiellement les pattes (coxa et fémur de P_1, face interne du fémur de P_2, partie médiane du fémur de P_4).

Mesures en mm : $L_x = 0{,}9$; $L_{y1} = 1{,}4$; $L_{y2} = 1{,}7$; $s_5\ s_6 = 0{,}5$; longueur du tibia de $P_1 = 0{,}4$; $L_{th} = 0{,}9$; $l_{th} = 0{,}6$; $L_{st} = 0{,}5$; $l_{st} = 0{,}4$; $r = 0{,}3$.

Paratypes (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, et Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren). Tous originaires de Tuléar (mangroves Sud et Sud-Ouest, Marofandroboke, Belalanda).

Récolteurs : L. BIGOT, M. EMERIT, de 1962 à 1965.

Variabilité morphologique. — Cette sous-espèce, très proche de la précédente, se rapproche de *G. versicolor* par certains caractères biométriques (L_2/L_3, L_x/L_{y1}), de *G. rhomboidea madagascariensis* par d'autres caractères : L_1/L_x (variant comme chez *G. s. andrefanae*), L_2/L_x. Le rapport $L_2/s_5\ s_6$ est plus faible et moins variable que chez *G. s. andrefanae* ($\overline{X}$: 1,94). Epigyne identique à celui de la sous-espèce précédente (fig. 35).

Ponte à opercule barré d'un cimier (pl. 10, *C*, *D*).

La variabilité des mâles n'est pas encore étudiée.

Source : MNHN, Paris

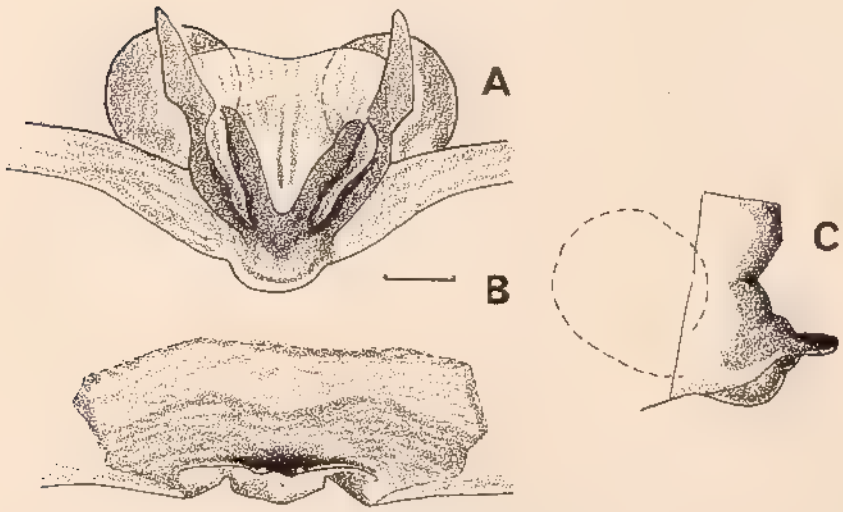


Fig. 35, épigyne de *Gasteracantha sanguinolenta bigoti* n. subsp., A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale.
(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Gasteracantha sanguinolenta mangrovae n. subsp.
(pl. 3, *D*)

G. rhomboidea ssp. *mangrovae* M. Emerit, 1969, p. 308 (*n. ms.*).

Type. — Holotype *CEM 2494* : Nosy Be, mangrove, km 5, route de Dzamandjar, *M. Emerit*, 4.VI. 1965, femelle adulte (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Description. — Partie céphalique du dorsum prosomien rectangulaire à sillon longitudinal virtuel ; trapèze oculaire médian ouvert vers l'arrière (rapport des bases : 1,4) ; marges des chélicères à 6 dents antérieures, 5 dents postérieures, ces dernières doublées intérieurement par une rangée de tous petits tubercules. Scutum un peu plus de deux fois plus large que long, à pilosité clairsemée ; épines bien développées, étalées ; sigilles arrondis, les marginaux 4 à 7 bien plus gros que les autres.

Décors : prosoma, pattes, épines et sigilles ocre olivâtre ; scutum portant deux bandes transversales noir sépia sur fond blanc crème (la première englobant les sigilles du rang s_1 s_5, et s_{11} ; la seconde, les sigilles s_6 et s_{12}) ; face ventrale de l'abdomen, et face dorsale en arrière du pli scutal noir sépia moucheté de crème ; griffe des chélicères, tubercule génital et anneau des filières brun acajou.

Epigyne à crochet droit (fig. 32, *A*, p. 82).

Source : MNHN, Paris

Mesures en mm : $L_1 = 0,8$; $L_2 = 2,9$; $L_3 = 1,2$; $L_x = 4,0$; $L_{y1} = 3,3$; $L_{y2} = 3,8$; a′ b′ = 1,0 ; longueur du tibia de $P_1 = 1,2$; $L_{th} = 2,5$; $l_{th} = 2,1$; $L_{st} = 1,4$; $l_{st} = 1,0$; L_2/s_5 $s_6 = 2,42$.

Formule trichobothriotaxique correspondant à celle d'une nymphe VI de *G. versicolor* :

$$\frac{g}{dr} : Pd : \frac{(00)\,(33)}{(00)\,(32)} ; \; P_1 : \frac{(10)\,(55)}{(10)\,(56)} ; \; P_2 : \frac{(20)\,(54)}{(20)\,(44)} ; \; P_3 : \frac{(22)\,(45)}{(23)\,(46)} ; \; P_4 : \frac{(34)\,(57)}{(34)\,(57)}$$

Paratypes (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) tous originaires de Nosy Be.

Récolteurs : L. HUMBLOT ; M. EMERIT, 1965.

Variabilité morphologique. — Cette sous-espèce ne peut être confondue avec *G. rhomboidea madagascariensis* en raison de la structure de son épigyne et de l'état de réduction des épines 1 ; le rapport L_1/L_x est statistiquement inférieur à ceux de *G. rhomboidea madagascariensis* et de *G. sanguinolenta bigoti*, il se rapproche de ceux de *G. versicolor* et de *G. sanguinolenta andrefanae*).

Allotype *CEM 2496-1* (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) : Nosy Be, mangrove, *M. Emerit*, 4.VI.1965 :

Prosoma piriforme, chagriné ; chélicères presque mutiques (marges à 3 petits tubercules antérieurs, 0 postérieurs). Bord scutal presque circulaire, juste légèrement déprimé entre les épines 3 ; faux-pli régulièrement concave vers l'avant ; épines 2 et 3 nettement indiquées par des angles mousses ; 18 sigilles arrondis, les sigilles 11, 12 et 9 de chaque côté en alignements parallèles. Disposition des épines sur les pattes (gauche) :

	P_1	P_2	P_3	P_4
Fémur				
Epines médio-ventrales	0	0	0	2
Epines latéro-distales	6	6	0	3
Epines latéro-dorsales au tiers apical	0	0	0	0
Patelle				
Epines apicales	1	1	0	1
Epines latéro-dorsales	1	1	0	1
Tibia				
Epines dorsales	2	0	0	2
Epines latéro-distales	2	2	1	2

Décors : prosoma, sternum, bulbes copulateurs, sigilles et anneau des filières brun acajou ; pattes jaune pâle, les fémurs de P_1 et P_4 médianement rembrunis ; opisthosoma jaune crème clair marbré de gris (2 taches englobant les sigilles 1, 2 et 3 ; une tache en accolade englobant les sigilles 4, 5, 12 et le rang sigillaire postérieur).

Mesures en mm : $L_x = 0,7$; $L_{y1} = 1,1$; $L_{y2} = 1,2$; s_5 $s_6 = 0,4$;

Source : MNHN, Paris

longueur du tibia de $P_1 = 0,4$; $L_{th} = 1,0$; $l_{th} = 0,8$; $r = 0,1$; $L_{st} = 0,5$; $l_{st} = 0,4$.

Deux para-allotypes (*CEM 2489*) : mêmes références de capture que l'allotype. Mâles mûrs.

Gasteracantha sanguinolenta legendrei n. subsp.
(pl. 4, *E*)

(sous-espèce dédiée au récolteur R. LEGENDRE)

G. rhomboidea legendrei M. Emerit, 1969, p. 312 (*n. ms.*).

Type. — Holotype *CEM 2559-1*, île Europa, mangrove, *R. Legendre*, IV.1964, femelle adulte (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris).

Description. — Partie céphalique du tergum prosomien rectangulaire avec un sillon longitudinal ; trapèze oculaire médian ouvert en arrière (rapport des bases : 1,5) ; marges des chélicères à 5 dents antérieures, 4 dents postérieures, ces dernières doublées intérieurement d'un semis de petits tubercules. Scutum un peu moins de deux fois plus large que long, glabre ; épines étalées, courtes, coniques ; 19 sigilles marginaux, ovoides, les latéraux 3 à 7 un peu plus grands que les autres. Epigyne à crochet droit (fig. 32, *B*, p. 82).

Décors : Prosoma et épines ocre jaune ; scutum entièrement jaune crème, à l'exception des sigilles ocre jaune à centre brun rouge. Pattes ocre jaune, virant vers l'acajou à partir de la patelle, à l'exception de la base des articles. Sternum portant une tache crème ; face ventrale de l'opisthosoma crème granulée d'ocre ; griffes des chélicères, tubercule génital, plaques striées et anneau des filières brun acajou.

Mesures en mm : $L_1 = 1,0$; $L_2 = 2,4$; $L_3 = 1,0$; $L_x = 5,2$; $L_{y1} = 5,1$; $L_{y2} = 5,9$; $s_5\ s_6 = 1,6$; $a'\ b' = 1,3$; longueur du tibia de $P_1 = 1,5$; $L_{th} = 2,9$; $l_{th} = 2,3$; $L_{st} = 1,6$; $l_{st} = 1,2$.

Formule trichobothriotaxique correspondant au stade VI de *G. versicolor* :

$$\frac{g}{dr} : \ Pd : \frac{(00)\,(32)}{(00)\,(33)} ; \ P_1 : \frac{(10)\,(45)}{(10)\,(65)} ; \ P_2 : \frac{(20)\,(54)}{(30)\,(64)} ; \ P_3 : \frac{(22)\,(46)}{(32)\,(55)} ; \ P_4 : \frac{(52)\,(67)}{(42)\,(57)}$$

Paratypes (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, et Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervuren) : Cinq femelles du même échantillon que l'holotype.

Mâle inconnu.

Récolte inédite : *CEM 2841* : île Europa, *J. Brunhes*, 22.VII.1967, une femelle.

Animaux signalés pour la première fois sous le nom de *G. versicolor*

Source : MNHN, Paris

par R. PAULIAN en 1950. Comme *G. sanguinolenta bigoti*, cette sous espèce vit sur des toiles tendues entre les racines échasses des palétuviers.

Les six femelles mûres étudiées (*CEM 2559*), ne diffèrent pas des animaux de Tuléar, pour les rapports L_1/L_x, L_2/L_x, L_2/L_3 ; par contre, elles se rapprochent des *G. sanguinolenta* africaines et des *G. sanguinolenta insulicola* par leurs rapports L_x/L_{y1} et $L_2/s_5\ s_6$. Bien que l'île Europa soit deux fois plus près de Madagascar que de la côte Est d'Afrique, il est probable que son peuplement en Gastéracanthes est d'origine africaine.

b. **Gasteracantha rhomboidea** F. E. Guérin Méneville, 1838

F. E. Guérin Méneville, 1838, p. 54.
P. BONNET, 1957, p. 1964.
P. L. G. BENOIT, 1964, p. 49.
M. EMERIT, 1969, p. 298.

Synonymes :
Plectana Mauricia C.A. Walckenaer, 1841, p. 155.
Gasteracantha madagascariensis A. Vinson, 1862, p. 371.
Gasteracantha peccans O. Pickard Cambridge, 1879, p. 283.
Gasteracantha comorensis E. Strand, 1916 *a*, p. 117.

Collections : Le type de F. E. GUÉRIN-MÉNEVILLE est vraisemblablement perdu. Localisation de deux autres types : *G. comorensis* au Muséum zoologique de l'Université Humboldt, Berlin ; *G. peccans* à l'University Museum d'Oxford. Autres collections dans les muséums suivants : *MNHN*, *BMNH*, *MCZ*, *MHNG*.

Description. — Les caractères de cette espèce hétéromorphe ressortent de la clé : En vue antéro-postérieure, la convexité du crochet épigynaire n'est pas régulière, mais présente un aspect mucroné dû à la présence de la partie recourbée vers l'avant ; il y a là une convergence avec *G. versicolor*, mais ici, le rapport $L_2/s_5\ s_6$ est inférieur à 2 (tout au plus égal, dans 2 cas). Le décor présente des caractères communs chez les trois sous-espèces constituantes : scutum jaune panaché de larges taches noires qui tendent à se disposer sur trois bandes transversales.

CLÉ DES SOUS-ESPÈCES

1. Rapport L_x/L_{y1} supérieur à 1 ; en cas contraire, épines 1 toujours présentes et bien développées. Décor dorsal de l'opisthosoma bien fixé, composé de trois bandes transversales jaunes sur fond noir ; face ventrale de l'opisthosoma noire mouchetée de jaune ; prosoma et pattes noirs. Vue de profil, extrémité du crochet de l'épigyne arrondie, avec courbure peu accentuée (fig. 37, p. 95). Forêt de l'Est de Madagascar et île Maurice, jusqu'à une altitude de 800-1 000 m .... **G. rh. madagascariensis** A. Vinson, 1862

Source : MNHN, Paris

2 (3) Rapport L_x/L_{y1} égal à 1. Scutum jaune portant deux larges taches noires autour des sigilles s_{12} et deux autres autour du groupe s_6-s_7 (quelquefois aussi autour du sigille s_5). Extrémité du crochet de l'épigyne à profil aigu.

3. Prosoma et fémurs des pattes clairs. Scutum jaune portant deux larges taches noires autour du groupe de sigilles s_4-s_5 et deux autres taches autour des sigilles s_6-s_7, tendant à se réunir pour former des bandes transversales ([34]). Sigilles bordés de noir. Epigyne à crochet court, empâté (fig. 38, *A*, p. 96) endémique de la forêt terrestre des Comores .... **G. rh. comorensis** E. Strand, 1916

4. Prosoma et pattes entièrement noirs, taches antérieures réduites, ne gagnant pas les sigilles s_4-s_5. Crochet de l'épigyne, vu latéralement, en forme de faucille (languette allongée, aplatie à son extrémité et à courbure régulière prononcée (fig. 40, p. 99). Endémique forestier de l'île Maurice ... . **G. rh. rhomboidea** F. E. Guérin-Méneville, 1838

Gasteracantha rhomboidea madagascariensis A. Vinson, 1862

(fig. 36 ; pl. 3, 4)

Gasteracantha madagascariensis A. Vinson, 1862, p. 371.
Gasteracantha rhomboidea madagascariensis : P. L. G. BENOIT, 1964, p. 50.
Synonymes : *Gasteracantha sanguinolenta* C. L. Koch (*p. p.*) : F. DAHL, 1914, p. 272, 278 ; P. BONNET, 1957, p. 1965.
Gasteracantha alluaudi E. Simon (*n. nud.*, *n. in Musaeo*) (collections du *MNHN*).
Les synonymies établies par P. L. G. BENOIT en 1964 avec les espèces suivantes : *Gasteracantha rufithorax*, *G. nigripes*, *G. sepulchralis* E. Simon ; *G. nossibeana* E. Strand ; *G. comorensis* E. Strand, ne sont plus valables.

Collections : Type d'A. VINSON disparu. Principales collections : *MNHN*, *BMNH*, *HDEO*, *MHNG*, *MCZ*, *SMF*, *ZMHU*, *NMID*.

Répartition géographique (fig. 58, p. 172). — Forêt de l'Est malgache : Tamatave (Fanovana, Mahanoro Est, Ambila), baie d'Antongil (Maroantsetra, forêt de Seranambe, Ambodivoangy, mont Fanohena), Manakambahiny Est (Ambatondrazaka), Périnet (forêt d'Analamazaotra, route de Lakato, Niagarakely et Anosibe), région de Fort Carnot (Tolongoina, route d'Ifanadiana, Vondrozo, forêt de Tsianovoha, Fort Dauphin (Androhomana, Sainte Luce, Manantantely).

Nord de Madagascar : lac d'Ampaha, forêt d'Ambre, forêt bordant la falaise du plateau de l'Ankarana, Diégo-Suarez.

---

(34) Certaines *G. rh. comorensis* convergent même avec *G. rh. madagascariensis* par leur décor.

Source : MNHN, Paris

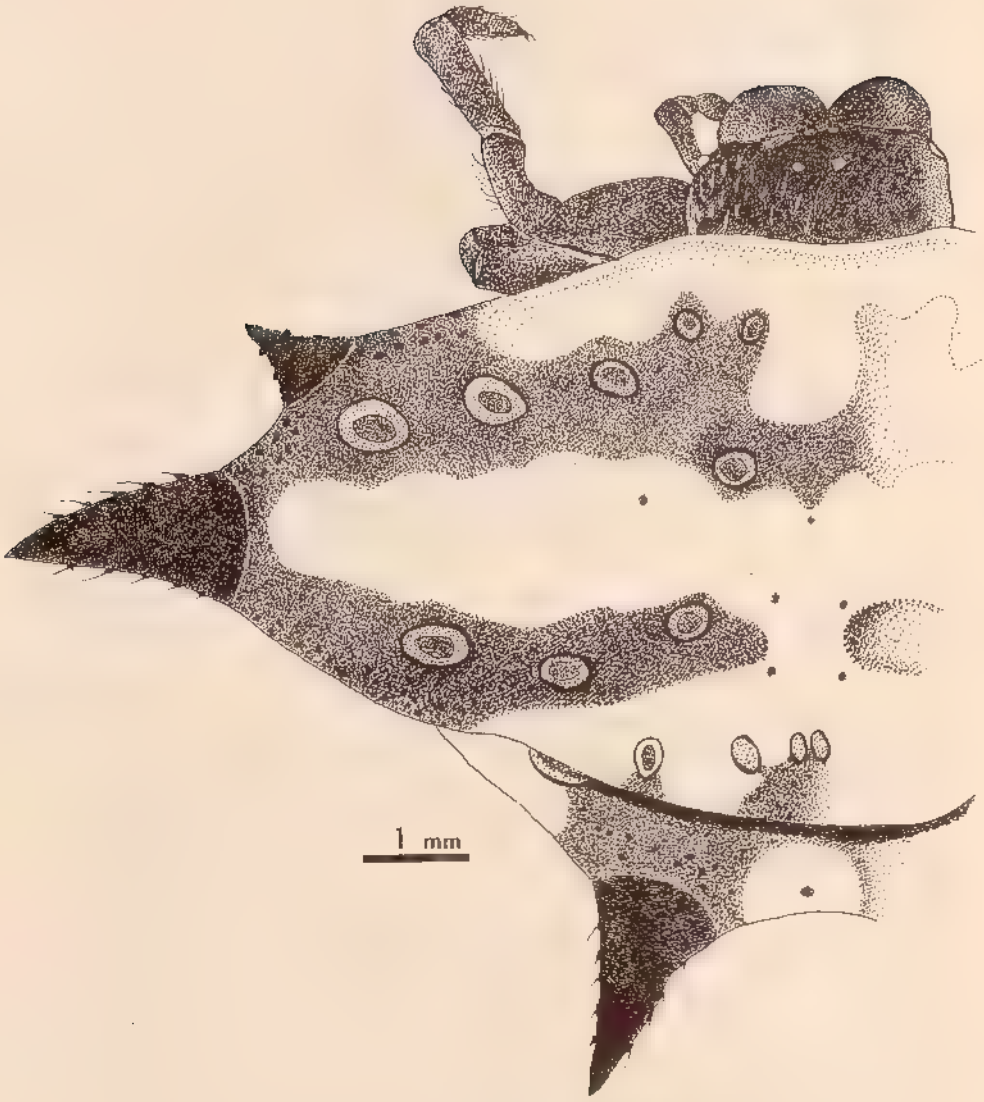


Fig. 36, *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*, femelle adulte, *CEM 2182-1*, Tolongoina (Ifanadiana), *Ch. Blanc*, 18.V.1964.

Ile Sainte-Marie : Fototra Ambatoroa, Lokintsy.

Ile Maurice.

Principaux récolteurs : *A. Stumpff*, 1881 ; *Ch. Coquerel* ; *Gervard*, 1891 ; *Ardouin*, *A. Mocquerys*, 1898 ; *P. Camboué* ; *Ch. Alluaud*, 1896, 1901 ; *R. Decary*, 1928, 1932 ; *R. Heim*, 1934 ; *E. & B. Perrot*, 1889 ; *R. Jeannel*, 1939 ; *R. Capuron*, 1950 ; *R. Paulian*, 1952 ; *Y. Thérézien*, *J. Lepointe*,

Source : MNHN, Paris

1959 ; *R. Legendre*, 1961 ; *M. Emerit*, 1962 à 1965 ; *J. Millot* ; *A. Peyrieras*, *J. Vadon*, *R. Bauchot*, 1963 ; *E. R. Brygoo*, 1966.

Récoltes inédites : *CEM 2940* : pointe cap Masoala, Nosy Behentora, *J. M. Betsch*, 13.XI.1969, 2 femelles.

CEM 2941 et *2943* : Fénérive, 15.XI.1963, *J. J. Petter*, 7 femelles.

CEM 2942 : Diégo-Suarez, montagne d'Ambre, 1 200 m d'altitude, *P. Griveaud*, VI.1970, 2 femelles et 3 jeunes.

Néallotype mâle *CEM. 2131-1* (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) : Mahanoro Est (Tamatave), *Bosshardt* (pl. 4, *A*) :

Prosoma piriforme, chagriné ; yeux latéraux sur petits tubercules ; quadrilatère oculaire médian légèrement rétréci vers l'arrière. Marges de la chélicère gauche à 5 dents antérieures, 3 dents postérieures. Disposition des épines en radioles sur les pattes :

Fémur	P_1	P_2	P_3	P_4
Epines médio-ventrales	0-1	0-1	0	5
Epines latéro-distales	4	4	1	4
Epines latéro-dorsales au 1/3 apical	0	0	0	0
Patelle				
Epines apicales	1	1	0	1
Epines latéro-dorsales	1	1	0	2
Tibia				
Epines dorsales	0	0	0	2
Epines latéro-distales	2	2	1	2

Bulbe copulateur identique à celui du para-allotype *CEM 2811* (fig. 28, p. 76).

Décors : Prosoma, lames maxillaires, sternum brun acajou, ce dernier jaune au centre. Pattes jaunes virant par place vers le brun (fémurs de P_1 et P_4). Scutum blanc crème avec deux taches grises englobant les sigilles S_{12}, S_8, S_9 ; sigilles brun clair ; face ventrale de l'abdomen panachée de brun clair et de crème ; anneau des filières brun acajou.

Mesures en mm : $L_x = 0,8$; $L_{y1} = 1,4$; $L_{y2} = 1,4$; s_5 $s_6 = 0,4$; longueur du tibia de $P_1 = 0,5$; $L_{th} = 0,8$; $l_{th} = 0,7$; $r = 0,2$; $L_{st} = 0,6$; $l_{st} = 0,4$.

Autres mâles : Les autres mâles adultes connus, malgré leur petit nombre montrent qu'il existe une grande variabilité dans les dimensions, les décors du scutum et le nombre des épines.

Le tableau suivant permet d'en juger :

Référence	L_x	L_{y1}	L_{y2}	Nombre d'épines médio-ventrales sur le fémur de P_4	Décor du scutum
CEM 2810 ..	1,1	1,6	1,7	3-4	semi-mélanique
CEM 2811 ..	1,1	1,7	1,8	2-2	semi-mélanique
CEM 2127-2 .	0,7	1,1	1,2	1-3	mélanique

Source : MNHN, Paris

Femelles : *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* est une sous-espèce bien fixée, si l'on en croit la morphologie des femelles : la forme de l'épigyne est stabilisée ; il en est de même de la livrée (ce qui est remarquable chez une Gastéracanthe) et des caractères biométriques qui ont fait l'objet d'une étude détaillée (M. EMERIT 1969) : ces derniers varient toutefois un peu plus que chez *G. versicolor*.

Formules des régressions : $L_1 = 0{,}27\ L_x - 1$ mm ; $L_2 = 0{,}6\ L_x$ (35) ; $L_2 = 1{,}6\ L_3 - 0{,}1$ mm ; $L_x = 0{,}9\ L_{y1}$.

(Maturité sexuelle pour $L_x = 3{,}5$ mm.)

La stabilisation de la livrée est peut être due à ce que le biotope forestier de l'Est présente une remarquable fixité, malgré sa grande étendue géographique.

Toutefois le Nord et le Nord-Ouest de l'Ile font exception. Certaines femelles récoltées dans la région de Diégo-Suarez et dans le domaine du Sambirano ont une morphologie aberrante, qui laisse supposer l'existence dans ces régions d'un foyer de spéciation. C'est le cas d'une forme de Diégo-Suarez (pl. 3, *G*) qui converge avec *G. rhomboidea rhomboidea* par son décor, mais non par son épigyne (fig. 37, *D*). Une autre forme de Diégo-Suarez également, baptisée *Gasteracantha alluaudi* par E. SIMON (36) ne diffère des *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* que par ses épines 2 un peu plus recourbées. D'autres formes récoltées au lac d'Ampaha, ont une mélanisation peu poussée (pl. 3, *B*) et une Gastéracanthe du Sambirano (pl. 4, *B*) pourrait même constituer un terme de passage à *Gasteracantha sanguinolenta* : son épigyne (fig. 37, *E*) a une forme intermédiaire entre celui des deux espèces et son décor est composite (scutum clair de Gastéracanthe de l'Ouest, prosoma mélanique) ; il est à noter que les rapports $L_2/s_5\ s_6$ de ces « formes » sont souvent faibles, tendant vers celui des *G. sanguinolenta* (ex. : « *G. alluaudi* » : $\overline{X} = 1{,}44$; $\sigma = 0{,}52$; pour 6 femelles adultes).

Bien qu'endémique de Madagascar, *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* a été introduite dans deux îles voisines : Sainte-Marie et Maurice. Le peuplement de Sainte-Marie ne diffère pas de celui qui lui fait face sur la côte Est malgache. Les *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* de l'île Maurice, qu'il est impossible de confondre avec la sous espèce mauricienne endémique *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea*, ressemblent au type d'origine par leur décor et la disposition des épines 1, mais en diffèrent par un rapport $L_2/s_5\ s_6$ un peu plus élevé (37).

Cette dernière introduction doit être plus ancienne que celle de *Gasteracantha versicolor*, signalée par J. MILLOT (1948).

---

(35) Meilleure approximation que l'on puisse faire de cette régression non linéaire.

(36) *Nomen nudum*, non recensé par P. BONNET.

(37) Valeurs pour l'échantillon connu : n° 10344 d'E. SIMON, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : 1,8 ; 1,8 ; 2,2 ; 2,3.

Source : MNHN, Paris

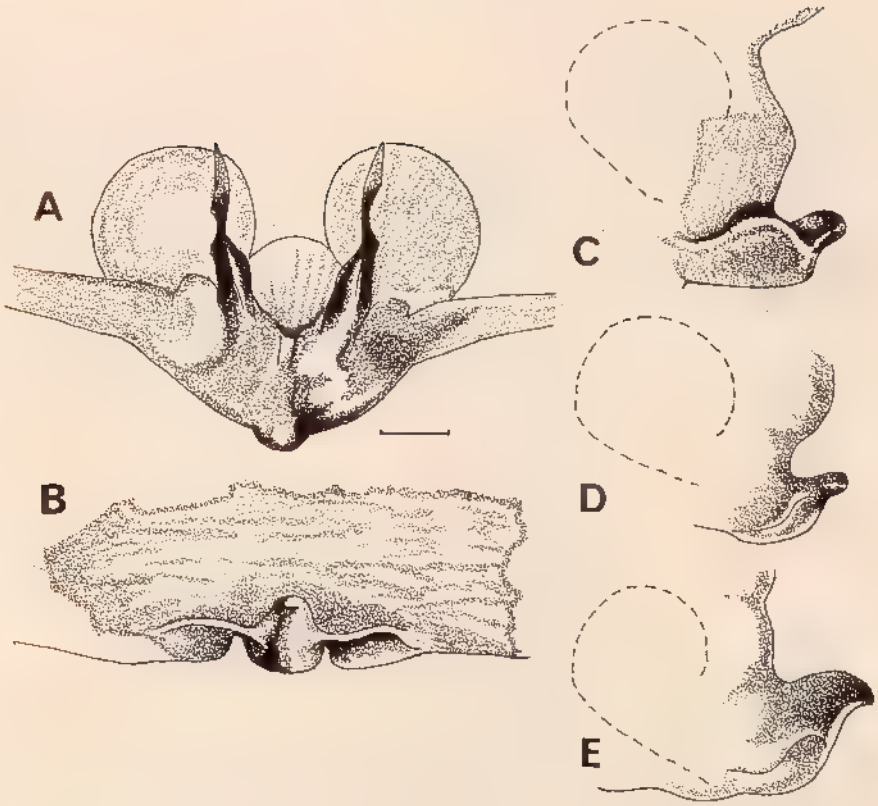


Fig. 37, épigyne de *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* : A, *CEM 2125-74*, Forêt de Seranambe, Mananara (Côte Est), *A. Peyrieras*, vue postérieure. — B, *CEM 2125-74*, Forêt de Seranambe, Mananara (Côte Est), *A. Peyrieras*, vue ventrale. — C, *CEM 2125-74*, Forêt de Seranambe, Mananara (Côte Est), *A. Peyrieras*, vue latérale. — D, *CEM 2138*, Montagne d'Ambre, *Y. Thérézien*, IV.1959, vue latérale. — E, *CEM 2362-1*, Ampanasy Marovatoantsavoka, Ambanja (Sambirano), *P. Soga*, 11.XI.1964, vue latérale.

(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Gasteracantha rhomboidea comorensis E. Strand, 1916
(pl. 3, *E*)

Gasteracantha comorensis E. Strand, 1916 *a*, p. 117.
Gasteracantha comorensis : P. BONNET, 1957, p. 1950.
Pachypleuracantha comorensis : F. DAHL, 1914, p. 283 (n. nud.).
Gasteracantha rhomboidea comorensis : M. EMERIT, 1969, p. 310.

Collections : 81 types, originaires de la Grande Comore, au Muséum zoologique de l'Université Humboldt à Berlin ; d'autres collections au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris.

Source : MNHN, Paris

Répartition géographique. — Grande Comore (Nioumbadjou, piste Mrotso, Moroni-Itsandra) ; Anjouan (cascade de Mitroni) ; Mayotte ; Mohéli (bord du lac Iconi).

Ces Gastéracanthes des Comores ne sont pas des animaux de mangrove : Celles d'Itsandra ont été trouvées sur des cocotiers et des Cycas (*Mme S. Vuillemin*, 27.XII.1965), celles de Nioumbadjou étaient sur des arbustes (*J. Millot*, XI.1954). Les animaux étudiés par E. STRAND et provenant des récoltes d'A. VOELTZKOW (1903) vivaient à une certaine altitude : 300 à 600 m sur des Aloë (Grande Comore, route de Moroni), 400 m (Nioumbadjou), mais certains étaient d'origine côtière (Grande Comore, côte d'Angange).

Récolteurs : *E. G. Waterlot* ; *Ch. Alluaud*, 1896 ; *Marie* ; *A. Voeltzkow*, 1903 ; *J. Millot*, 1953, 1954 ; *Mme Vuillemin*, 1965.

Fig. 38. — A, épigyne de *Gasteracantha rhomboidea comorensis*, vue latérale. — B, épigyne de *Gasteracantha rufithorax*, vue latérale.
(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Description. — Décor scutal de la femelle voisin de celui de *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea* de l'île Maurice, mais certains individus passent au décor à bandes transversales noires et jaunes de *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*. C'est pour cette raison sans doute que A. G. BUTLER en 1879 (*a*) nomme « *G. madagascariensis* » des récoltes de l'île Johanna (Anjouan, Comores) en précisant qu'il ne s'agit pas de *G. mauritia*. Cette sous-espèce se rapproche par certains de ses rapports biométriques de *G. rhomboidea rhomboidea*, par d'autres de *G. rhomboidea madagascariensis*.

Le nuage L_1/L_x se superpose à celui de *G. rhomboidea* de Maurice. La pente du nuage L_2/L_x est intermédiaire entre celle de l'espèce de Maurice et celle du référentiel *G. rhomboidea madagascariensis*. Quant au nuage L_2/L_3, il se superpose à celui des *G. sanguinolenta mangrovae* qui, nous l'avons vu, est nettement décalé vers le haut par rapport à l'ensemble du référentiel *G. rhomboidea* de Maurice.

Le nuage L_x/L_{y1} est intermédiaire entre celui de *G. versicolor* et celui de *G. rhomboidea madagascariensis*.

Source : MNHN, Paris

Le rapport $L_2/s_5\ s_6$ moyen est de 1,61 pour 33 femelles mûres, avec un écart type de 0,18. Il n'y a pas de différence avec la côte Est. Epigyne (fig. 38, *A*).

Mâle inconnu.

Gasteracantha rhomboidea rhomboidea F. E. Guérin-Méneville, 1838 (fig. 39 ; pl. 3, *F*)

Gasteracantha rhomboidea F. E. Guérin-Méneville, 1838, p. 54.
Pachypleuracantha rhomboidea : F. DAHL, 1914, p. 287.
Gasteracantha rhomboidea : P. BONNET, 1957, p. 1964.
Gasteracantha rhomboidea : P. L. G. BENOIT, 1964, p. 49.
Gasteracantha rhomboidea rhomboidea : M. EMERIT, 1969, p. 302.

Synonymes : *Plectana Mauricia* C. A. Walckenaer, 1841, p. 155.
Gasteracantha peccans O. Pickard Cambridge, 1879, p. 283.

Collections : Type de *G. peccans* à l'University Museum d'Oxford ; autres collections au Cambridge Museum, Massachusetts.

Localisation : Cette espèce est endémique de l'île Maurice, mais se trouverait également à l'île Rodriguez selon A. G. BUTLER (1879 *c*) qui la signale sous le nom de « *Gasteracantha mauritia* ».

Description et variabilité morphologique. — Dans la classification de F. DAHL, *G. rhomboidea* est juste citée, et elle est rapprochée de *G. taeniata* C. A. Walckenaer, 1841 (Indes, Birmanie).

La série du Cambridge Museum, composée uniquement de femelles ([38]), montre une certaine variabilité dans les rapports biométriques, avec une tendance à la réduction des épines 1 ; par contre, le décor opisthosomien, la forme et l'orientation des épines sont stabilisés (épines 2 longuement ogivales, épines 1 courtes, légèrement crochues vers l'arrière). Scutum entièrement jaune, sauf deux taches sépia arrondies autour des sigilles 12 et du groupe $S_6\ S_7$; reste du corps entièrement sépia, sauf lames maxillaires jaunes, et semis de taches jaunes sur la face ventrale de l'opisthosoma. Epigyne à crochet falciforme (fig. 40).

c. Le cas de **Gasteracantha rufithorax** E. Simon, 1881

E. Simon, 1881, p. 2.
P. BONNET, 1957, p. 1965.
P. L. G. BENOIT, 1964, p. 50.
M. EMERIT, 1969, p. 315.

Synonymes : *Gasteracantha sepulchralis* E. Simon, 1881, p. 2.
Gasteracantha nigripes E. Simon, 1881, p. 3.
Gasteracantha rhomboidea madagascariensis P. L. G. Benoit, 1964, p. 50 (*nec* A. VINSON).

---

(38) Le mâle de cette sous-espèce est inconnu.

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 39, *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea*, femelle adulte. Ile Maurice, *Cat Picke*, *MCZ*.

Source : MNHN, Paris

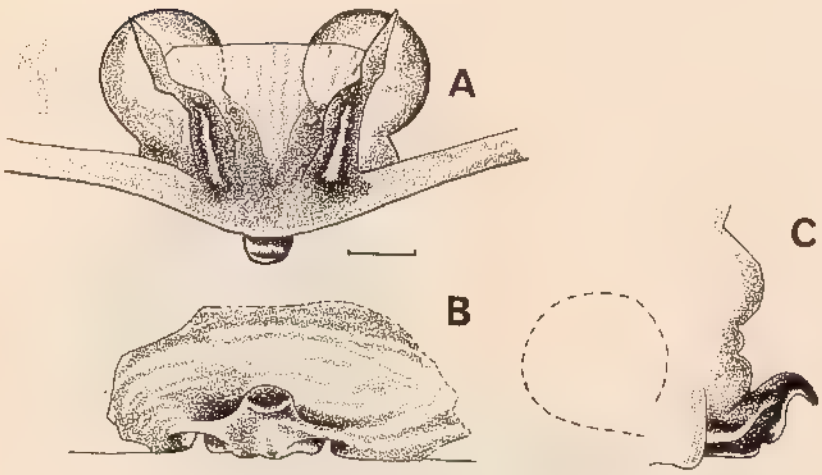


Fig. 40, épigyne de *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea*,
A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale.
(Segment d'échelle : 1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Types d'E. SIMON au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, (fig. 41).

L'homologation faite par P. L. G. BENOIT en 1964, des trois espèces de E. SIMON à *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* doit être abandonnée, bien qu'il s'agisse incontestablement de 3 variations pigmentaires de la même sous-espèce. De tous les individus connus, 19 en tout, aucun ne possède d'épines 1. Les rapports $L_2/s_5\ s_6$ calculés pour cinq individus (2 *G. sepulchralis*, 1 *G. nigripes*, 2 *G. rufithorax*) sont : 0,86 ; 1,00 ; 0,83 ; 0,92 ; 0,85. Ce sont les plus faibles rencontrés jusqu'ici (*G. clarki* mise à part). Corps à peine plus large que long ($L_x/L_{y1} = 0,8$).

Ces animaux, qui sont simplement signalés comme originaires de « Madagascar » n'ont jamais été retrouvés. Par ailleurs, E. SIMON lui-même identifie comme « *G. rufithorax* » des *G. rhomboidea comorensis* des Comores (son n° 4963, *MNHN*) qui ne ressemblent pas à ses types (en particulier, leur rapport $L_2/s_5\ s_6$ est voisin de 2 et les épines 1, bien que réduites, sont présentes).

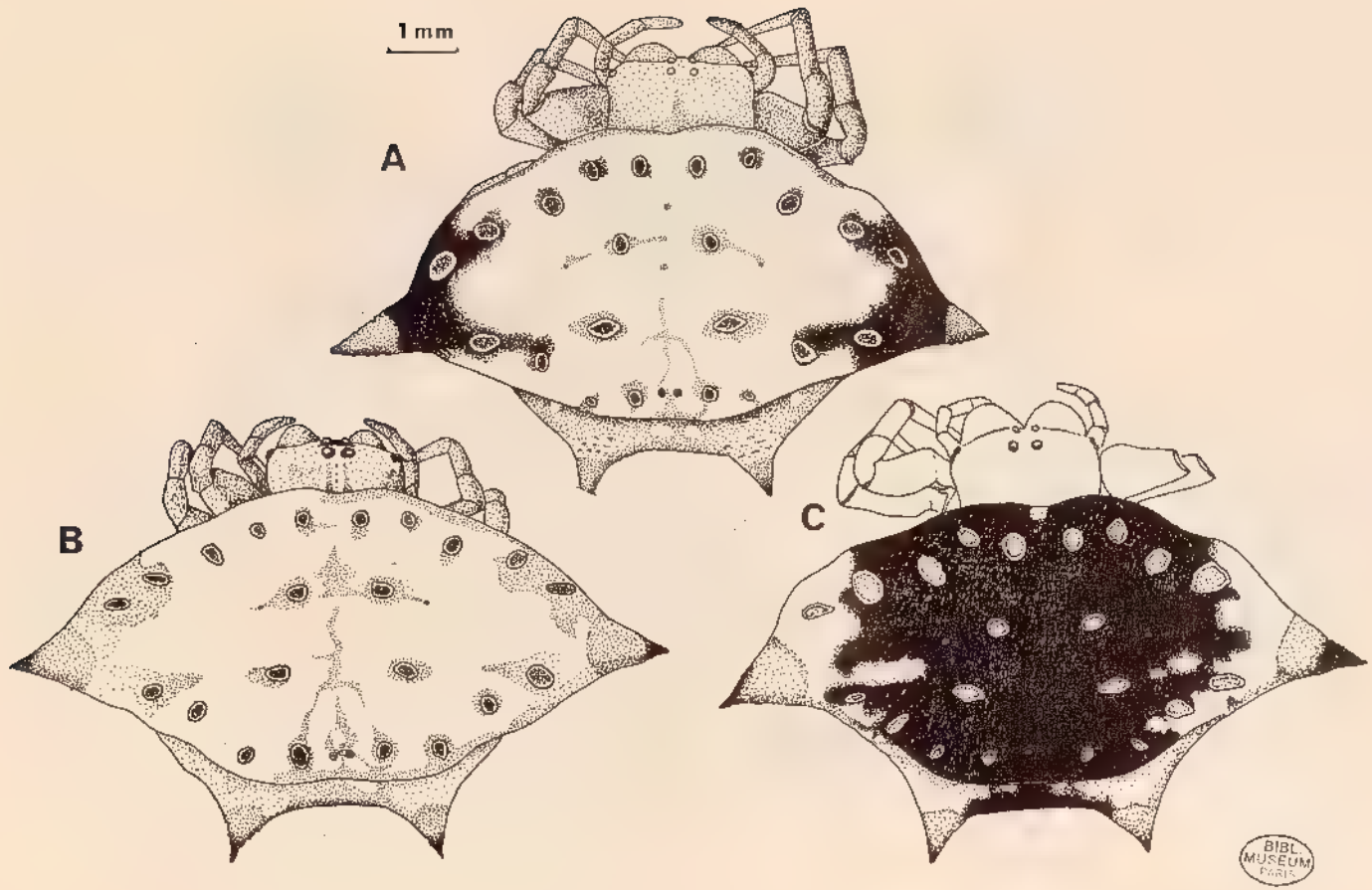
Malgré la possibilité d'une erreur grossière de localisation géographique ([39]) qui conduirait à réviser le statut de cette espèce, il est bon d'en signaler l'existence à d'éventuels récolteurs.

---

(39) Il pourrait s'agir en réalité de *G. tetracantha* Linné américaines (M. EMERIT 1969, p. 316), ce qui semble également ressortir de la configuration de l'épigyne (fig. 38, *B*).

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris



BIBL MUSEUM PARIS

Fig. 41. — A, *Gasteracantha nigripes* E. Simon. — B, *Gasteracantha rufithorax* E. Simon. — C, *Gasteracantha sepulchralis* E. Simon. Il s'agit de trois variétés pigmentaires de la même espèce.

Source : MNHN, Paris

d. **Gasteracantha clarki** n. sp.

(fig. 42)

(dédiée au regretté D. J. CLARK, du British Museum (N. H.), qui m'a communiqué cet exemplaire)

Gasteracantha rhomboidea clarki M. Emerit, 1969, p. 315 (*n. ms.*).

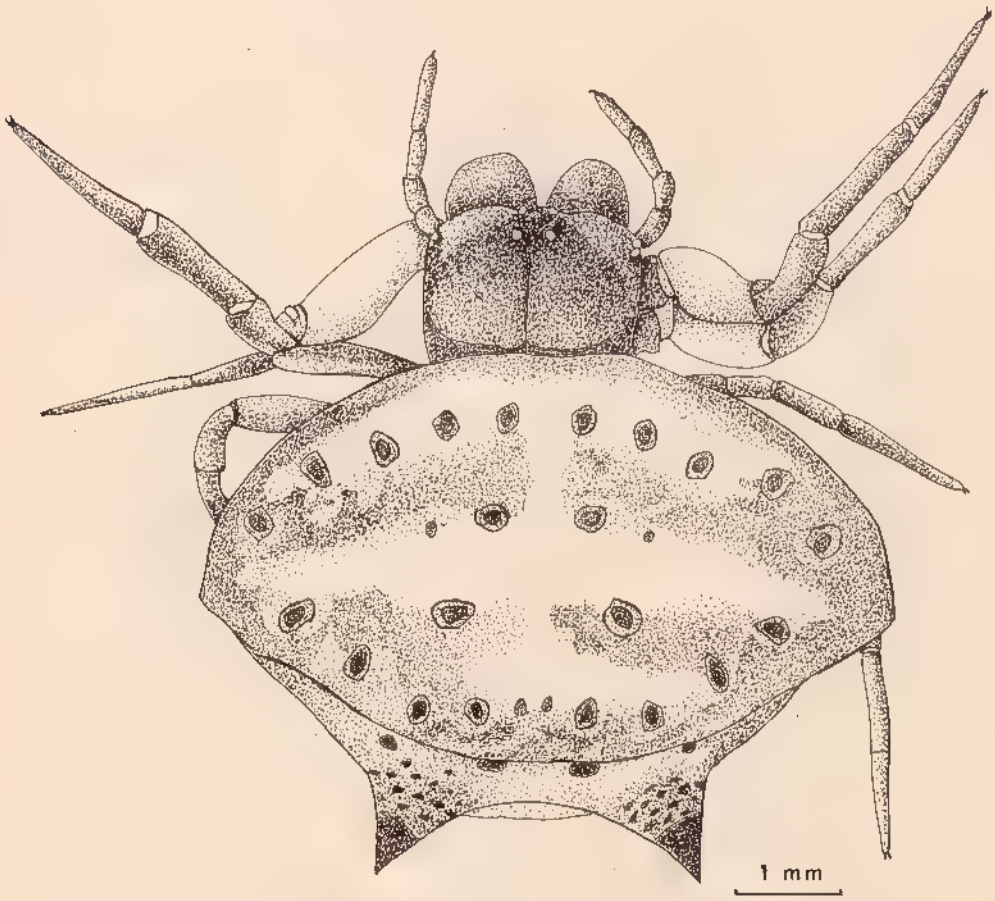


Fig. 42, *Gasteracantha clarki* n. sp., Cascade Estate, Mahé, *Percy Sladen Trust Expedition*, 28.XI.1905, *BMNH*.

Cette espèce, endémique de l'île Mahé, dérive vraisemblablement du groupe phylétique *sanguinolenta-rhomboidea* ; elle a subi un remarquable retard de développement, qui se traduit par des dimensions du scutum, plus faibles que chez les autres Gastéracanthes insulaires, ainsi que par

Source : MNHN, Paris

l'absence des épines 1 et 2, et par un aspect particulier de l'épigyne, dont le crochet est atrophié.

Valeur de L_{VI} pour *G. clarki*, *G. sanguinolenta insulicola* et *G. s. legendrei* (femelles adultes)

	Nombre de femelles	Moyenne	Ecart type
G. clarki	4	3,4	0,25
G. sanguinolenta insulicola	33	4,1	0,32
G. s. legendrei	6	4,5	0,47

Type. — Holotype femelle (*CEM 2670*). Cascade Estate, Mahé, Séchelles, 900 pieds : *Percy Sladen Trust Expedition*, 28.XI.1905 (British Museum, Natural History) (il existe également 3 paratypes de la même série).

Description. — Partie céphalique du prosoma pourvue d'un net sillon longitudinal. Indentation des chélicères de droite et de gauche : marge antérieure (5-6), marge postérieure (4-6), l'avant dernière dent interne étant beaucoup plus forte que les autres. Bord antérieur et repli postérieur du scutum régulièrement incurvés entre les épines 2, qui sont indiquées par de simples angles très obtus, les épines 1 étant absentes ; épines 3 coniques normalement développées ; sigilles arrondis, subégaux, de petite taille, les marginaux au nombre de 20, disposés en arrière en une courbe presque régulière ; trapèze médian très ouvert en arrière (rapport des bases : 1,7).

Epigyne à crochet virtuel, ne faisant pas saillie latéralement par rapport à la plaque épigynaire, et réduit à une carène postérieure encadrée par deux fossettes (fig. 43).

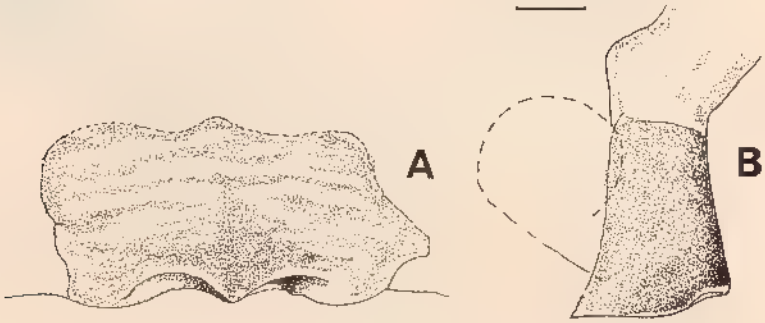


Fig. 43, épigyne de *Gasteracantha clarki*, A, B : vue ventrale, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Décors : Prosoma et chélicères brun havane réticulé de noir, ainsi que la pièce labiale et le sternum (qui porte toutefois en avant une tache jaune) ; pédipalpes et pattes locomotrices jaune soufre, virant au brun clair à par-

Source : MNHN, Paris

tir de la patelle, et couverts d'une pilosité entièrement dépigmentée. Scutum jaune crème barré transversalement au niveau des sigilles S_{11}-S_5 et S_{12} S_6 de deux bandes noirâtres interrompues sur la ligne médiane ; face ventrale de l'abdomen noirâtre portant 16 taches jaune crème symétriquement disposées ; sigilles brun pâle ; épines, tubercule génital et anneau des filières brun acajou.

Mesures en mm : $L_1 = 0$; $L_2 = 0$; $L_3 = 0,5$ et $0,7$; $L_x = 3,0$; $L_{y1} = 3,6$; $L_{y2} = 4,0$; s_5 $s_6 = 1,0$; longueur du tibia de $P_1 = 1,2$; $L_{th} = 2,4$; $l_{th} = 1,9$; $L_{st} = 1,2$; $l_{st} = 0,9$.

e. **Gasteracantha versicolor** (C. A. Walckenaer, 1841) (pl. 3, 4, 6).

C. A. Walckenaer, 1841, p. 161 (*Plectana*).
E. SIMON, 1864, p. 285, 288.
A. G. BUTLER, 1873, p. 161.
F. DAHL, 1914, p. 272, 279.
P. BONNET, 1957, p. 1973.
P. L. G. BENOIT, 1962 *a*, p. 60.
M. EMERIT, 1969 *a*, p. 284.

Synonymes : *Gasteracantha formosa* A. Vinson, 1863, p. LVIII, 244.
Gastracantha scapha A. Gerstäcker, 1873, p. 487.
Gasteracantha ensifera (non Thor.), P. Pavesi, 1883, p. 8, 98.

Collections : Les types ont vraisemblablement disparu. Des collections dans les Muséums suivants : *MNHN*, *BMNH*, *HDEO*, *MRAT*, *MHNG*, *PAN*, *NMP*, *ZMHU*, *ZSBS*, *NMID*.

Répartition géographique mondiale. — Cette espèce, qui est localisée à Madagascar dans les domaines de l'Est et du Centre, se trouve en Afrique sur une aire très vaste à l'Est du Congo, s'étendant de l'Ethiopie au Cap (P. L. G. BENOIT 1962 *a*) (fig. 44).

Son extension vers l'Est dépasse quelque peu Madagascar, puisqu'il en existerait à l'île Maurice et que Z. LEARDI (1902) en signale aux Indes et A. W. M. van HASSELT (1882 *a*) en Malaisie. Toutefois, ces deux dernières observations demanderaient à être confirmées.

Distribution à Madagascar (fig. 59, p. 174). — Haute forêt de l'Est : Périnet (forêt d'Analamazaotra, route de Lakato, chutes de la mort près de la route d'Anosibe) ; vallée de la Mandraka ; Ambatovy ; Manakambahiny Est ; Fort Carnot (Tolongoina, Ifanadiana) ; Vondrozo ; Haute Iantara.

Forêt côtière de l'Est : Tamatave (Foulpointe) ; baie d'Antongil (Maroantsetra, Ambodivoangy, Ambohitsitondrona) ; Mananara (forêt de Seranambe) ; Farafangana ; île Sainte-Marie.

Source : MNHN, Paris

Fig. 44, répartition de *Gasteracantha versicolor* et *G. milvoides* sur le continent africain (en pointillé, la limite Ouest de sa répartition au Congo, donnée par P. L. G. BENOIT, 1962 *a*). Les sommets d'altitude supérieure à 1.500 m (1 200 m pour Madagascar) sont représentés en gris. A, B, C, D, E : limites de dispersion de l'espèce *G. versicolor*.

Forêts du domaine du Centre : Région de Tananarive (Angavokely, Sambaina, Manjakandriana, Ambanitsena, Ambatovory. Mantasoa, Ambohimanga, Ambohidatrimo, Alakamisy, Andramasina, tampoketsy d'Ankazobe).

Isalo : Andramanero, Ranohira.

Nord de l'île : plateau de l'Ankarana ; forêt de Sahafary ; Diégo-Suarez ; montagne d'Ambre.

Récoltes inédites : *CEM 2909* et *2910* : Maroantsetra, *J. Millot*, V et IX.1946, 3 femelles adultes.

Source : MNHN, Paris

CEM 2946 et *2947* : route d'Andriamena, forêts d'Andranda et d'Andrianobe (à peu près monospécifiques en *Uapaca*), *J. M. Betsch*, 5.II.1970, une femelle et 5 jeunes.

MNHN fonds *Millot* : Diégo-Suarez, *Ch. Alluaud*, 1896, *G. thorelli*, J. MILLOT det., *G. versicolor avaratrae*, M. EMERIT det., une femelle mûre.

MNHN 38 R. D. : Sakarami, *M. de Rothschild*, 1905, *G. thorelli*, J. MILLOT det., *G. versicolor avaratrae*, M. EMERIT det., une femelle mûre.

MNHN et *CEM 3099* : voir p. 165.

Principaux récolteurs à Madagascar : *J. Wills*, *W. Cowan*, 1882 ; *Mathiau*, 1879 ; *L. Catat*, 1890 ; *A. Mocquerys*, 1898 ; *R. Decary*, 1927, 1930 ; *J. Millot*, 1946, 1947 ; *R. Paulian*, 1951 ; *R. Legendre*, 1958 à 1967 ; *M. Emerit*, 1962 à 1965 ; *R. Bauchot*, 1962 ; *Ch. Domergue* ; *P. Malzy*, 1962, 1963 ; *J. Elie*, *J. Duflos*, *A. Peyrieras*, *E. Raharizonina*, 1963 ; *Ch. Blanc*, 1964 ; *M. Pelletier*, 1965 ; *E. R. Brygoo*, *B. Charezieux*, *P. Villa*, 1967.

Description. — La femelle, bien connue par de nombreux travaux, est décrite dans l'introduction de cette faune ; les variations du décor seront étudiées en fin de chapitre ; les caractères biométriques sont bien connus (M. EMERIT, 1969) ; équation des droites de régression : $L_1 = 0{,}24\ L_x - 1{,}2$ mm ; $L_2 = 0{,}9\ L_x - 0{,}6$ mm ; $L_2 = 2{,}9\ L_3$; $L_x = 1{,}3\ L_{y1} - 0{,}3$ mm. Maturité sexuelle pour $L_x = 4{,}5$ mm environ.

Epigyne à crochet portant une dent médiane recourbée vers l'avant (fig. 45) et en même temps, rapport $L_2/s_5\ s_6$ supérieur à 2, pouvant dépasser 3.

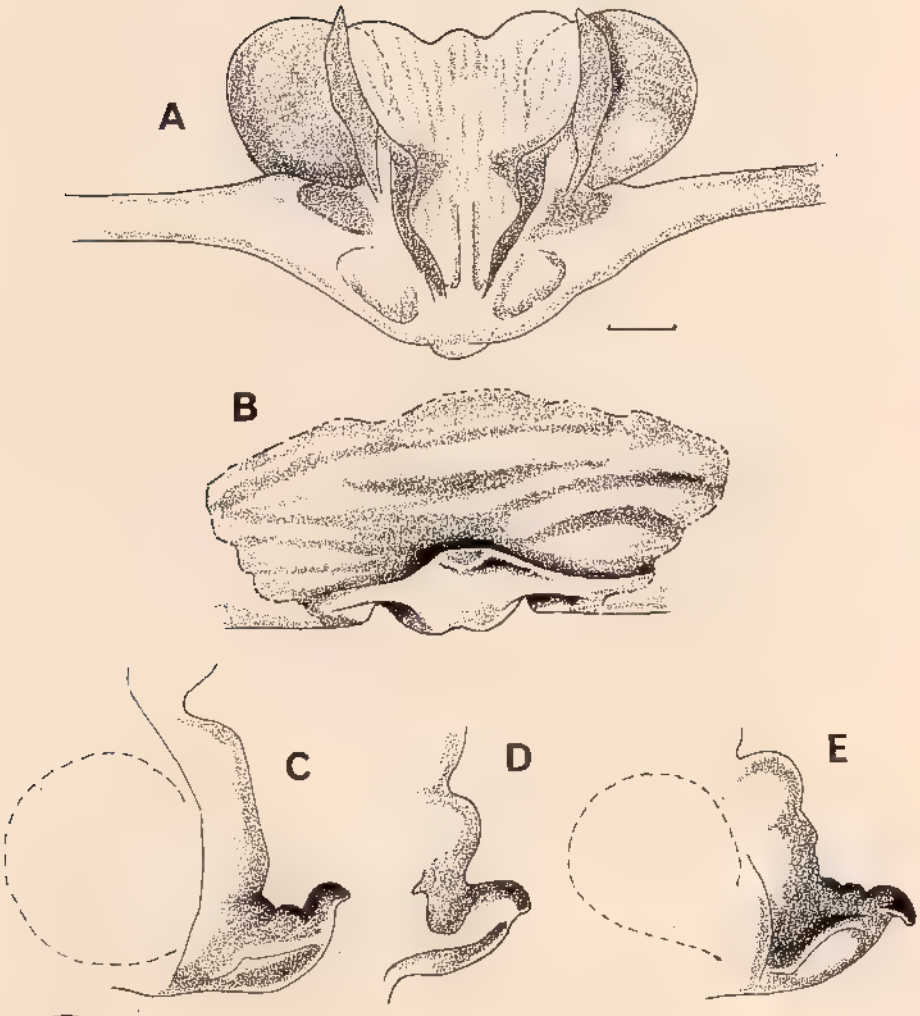
Maturité sexuelle de la femelle survenant après le sixième stade nymphal (sauf formes côtières).

Le mâle se rencontre couramment dans les collections des muséums en compagnie de femelles déterminées ; il ne semble pourtant pas avoir fait l'objet d'une description détaillée, qui est donnée ici à partir du spécimen *CEM 2172-26* (Angavokely, M. EMERIT rec. et det. 3.V.1964 ; *MNHN*) :

Prosoma piriforme à rostre court, à surface chagrinée ; chélicère gauche portant 4 dents à sa marge antérieure et 2 dents à sa marge postérieure. Disposition des épines en radiole sur les pattes (fig. 29, p. 77) :

Fémur	P_1	P_2	P_3	P_4
Epines médio-ventrales	0	1	0	6
Epines latéro-distales	5-4	5	2	3
Epines latéro-dorsales au tiers apical.....	1	1	0	0
Patelle				
Epines apicales	1	1	0	1
Epines latéro-dorsales	1	1	0	2
Tibia				
Epines dorsales	1	0-1	0	2
Epines latéro-distales	2	2	1	2

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 45, épigynes de *Gasteracantha versicolor formosa* : A, forme typique malgache (*CEM 1912*, Périnet, *Ch. Domergue*, 1.XI.1960), vue postérieure. — B, forme typique malgache (*CEM 1912*, Périnet, *Ch. Domergue*, 1.XI.1960), vue ventrale. — C, forme typique malgache (*CEM 1912*, Périnet, *Ch. Domergue*, 1.XI.1960), vue latérale. — D, réduction du crochet (*CEM 1922-63*, Angavokely, *M. Emerit*, 31.I.1964), vue latérale. — E, forme côtière (*CEM 2185*, Tamatave, *Service des Eaux et Forêts*, 28.V.1954), vue latérale.

(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Source : MNHN, Paris

Bulbe copulateur : apophyse médiane en forme de S empâté, sans dent interne (fig. 28, *A*, p. 76) ; paracymbium en forme de crochet recourbé.

Scutum, angles spiniformes 2 compris, formant un demi cercle jusqu'à son repli postérieur, lequel est parfaitement rectiligne ; épines 1 virtuelles ; épines 2 et 3 réduites à leur mucron formant la pointe de cônes courts, très obtus, granuleux ; 18 sigilles marginaux ovoides, ceux qui sont antérieurs aux épines 2 disposés en un demi-cercle régulier, ceux qui sont postérieurs à ces épines disposés en ligne droite, si l'on fait abstraction du 7e sigille apparent, lequel est plus en arrière ; trapèze sigillaire médian à peine plus large en arrière qu'en avant.

Décors : prosoma brun havane, plus foncé sur les flancs de sa partie thoracique ; sternum brun noir alvéolé ; pattes brun clair, rembrunies aux fémurs de P_1 et P_4 ; scutum jaune crème marbré de brun, le décor clair étant constitué par une large croix jaune centrée sur le trapèze médian, et une marge jaune continue circonscrivant la ligne des sigilles marginaux.

Mesures en mm : $L_x = 1,0$; $L_{y1} = 1,5$; $L_{y2} = 1,6$; longueur du tibia de $P_1 = 0,5$; $L_{th} = 1,2$; $l_{th} = 0,7$; $r = 0,1$; $L_{st} = 0,7$; $l_{st} = 0,5$.

Variabilité des mâles : Le décor scutal est très variable, ainsi que la spinulation des pattes, qui est dans l'ensemble plus fournie que chez *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*, comme le montre le tableau suivant, donnant la disposition des épines sur les pattes de droite et de gauche de 5 mâles adultes de *Gasteracantha versicolor* malgaches (entre parenthèses : fréquence d'apparition d'une combinaison donnée) :

	P_1	P_2	P_3	P_4
FÉMUR				
Epines médio-ventrales	0 (10)	0 (2), 1 (8)	0 (10)	4 (1), 5 (1), 6 (5), 7 (3)
Epines latéro-distales	4 (2), 5 (2), 6 (4), 7 (1), 8 (1)	2 (3), 3 (1), 4 (5), 5 (1)	1 (9), 2 (1)	1 (1), 2 (5), 3 (4)
Epines latéro-dorsales au 1/3 apical	0 (1), 1 (5), 2 (4)	0 (3), 1 (7)	0 (10)	0 (10)
PATELLE				
Epines apicales	1 (10)	0 (4), 1 (6)	0(10)	1 (10)
Epines latéro-dorsales	0 (2), 1 (8)	0 (1), 1 (9)	0 (10)	1 (2) 2 (8),
TIBIA				
Epines dorsales	0 (2), 1 (6), 2 (2)	0 (7), 1 (3)	0 (10)	1 (2), 2 (8)
Epines latéro-distales	0 (1), 1 (2), 2 (7)	2 (10)	0 (1), 1 (9)	0 (1), 2 (9)

Affinités systématiques. — *Gasteracantha versicolor* présente d'étroites affinités avec deux espèces africaines, absentes à Madagascar, *Gasteracantha falcicornis* F. Karsch et *Gasteracantha milvoides* A. G. Butler, cette dernière espèce ayant été réhabilitée par P. L. G. BENOIT (1962 *a*).

Il est difficile de séparer ces trois Gastéracanthes en utilisant la forme et la taille des épines abdominales. P. L. G. BENOIT (1962 *a*) définit *Gasteracantha falcicornis* comme ayant des « épines 2 démesurément longues, repliées vers l'arrière et dépassant largement le bord postérieur du corps »,

Source : MNHN, Paris

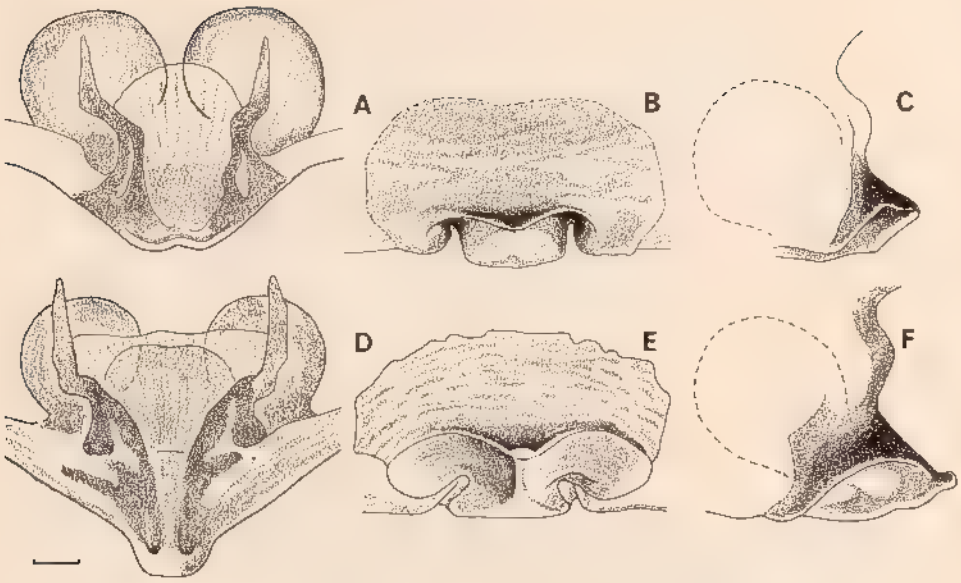


Fig. 46, épigynes de Gastéracanthes africaines voisines de *G. versicolor*. — D, E, F : *Gasteracantha falcicornis* (*CEM 2932*, *MNHN*, 440-1887, Zanzibar, *Père Leroy*). — A, B, C : *Gasteracantha milvoides* (*CEM 2839*, *MRAT*, 103247 (p.p.), Congo belge). De gauche à droite : vue postérieure, ventrale, latérale.

(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bulbes copulateurs en tirets).

les deux autres espèces ayant les « épines 2 étalées latéralement ou faiblement arquées vers l'arrière ». Quant à *Gasteracantha milvoides*, elle se distinguerait de *Gasteracantha versicolor* par des « épines 2 allongées plus longues que la longueur de la carapace ». En réalité, ces caractères ne sont pas absolus : la planche 5, *C* donne une idée de la variabilité qui peut exister au sein d'un échantillon de terrain ([40]) déterminé comme étant des *Gasteracantha falcicornis* par L. BERLAND en 1923 et dont deux des quatre individus qui le composent pourraient se rattacher à *Gasteracantha milvoides*. Par ailleurs, certaines *Gasteracantha versicolor* malgaches ont un rapport L_2/L_{y_2} supérieur à 1 (M. EMERIT 1969, pl. 66).

La détermination doit s'appuyer sur l'ensemble des caractères définis par P. L. G. BENOIT (1962 *a*), et non sur un caractère isolé. La forme de l'épigyne, bien que variable intraspécifiquement, est utilisable : chez *Gasteracantha milvoides* le crochet, dérivé visiblement de celui de *Gasteracantha versicolor* est dépourvu de languette médiane et sa face postérieure ne porte pas de carène médiane ; les fossettes latérales sont profondément échancrées ; chez *Gasteracantha falcicornis*, la face postérieure du crochet

(40) *Père Leroy*, Zanguebar (nom ancien de Zanzibar), *MNHN* n° 440-1887.

Source : MNHN, Paris

possède une carène médiane longitudinale, et il existe une dent médiane arrondie (profil mucroné) (fig. 46), qui peut devenir virtuelle. Ces deux espèces dérivent peut-être de *Gasteracantha versicolor* par allongement relatif des épines 2 qui se recourbent, réduction des épines 3, empâtement de l'épigyne (annoncé chez certaines *G. versicolor* malgaches) (fig. 45, *D*, p. 106), allongement du développement post-embryonnaire (certaines *G. milvoides* sont au moins au stade VIII, si l'on en juge par leur trichobothriotaxie) (M. EMERIT, 1969, p. 295).

CLÉ DES SOUS-ESPÈCES, VALABLE POUR MADAGASCAR

1. Epines 2 à courbure régulière prononcée, s'amincissant régulièrement de la base à l'apex, leurs extrémités passant par une ligne située en arrière (ou tout au plus au niveau) de l'extrémité des épines 3 .....
   ... **G. v. avaratrae** n. subsp. (du nom malgache *avaratra* : Nord)
   Synonymes : *G. petersii* E. Simon (non Karsch) (n. nud).
   G. transversa E. Simon (non C. L. Koch) (n. nud.).
   G. formosa thorelli E. Strand (non Keys.), 1907 *a*, p. 642.
   G. falcicornis M. Emerit (non Karsch), 1969, p. 296.

2. Epines 2 moins recourbées ou droites, leurs extrémités n'atteignant pas une ligne passant par l'extrémité des épines 3 .....
   ..... **G. v. formosa** A. Vinson, 1863

Variabilité morphologique. — La variation biométrique des *G. versicolor* malgaches est connue (M. EMERIT 1969). Il n'en est pas de même de celle des *G. versicolor* africaines, dont les femelles ne semblent pas *a priori* se distinguer des spécimens malgaches par les proportions du scutum, des épines et la forme de leur épigyne (fig. 47).

En revanche, la différence qui existe entre la forme des conducteurs et des apophyses médianes des bulbes copulateurs des mâles africains et malgaches montre que ces derniers ont subi une évolution propre qui est une conséquence de l'isolement insulaire (fig. 28, *F*, p. 76) ; je suis ainsi amené à considérer actuellement les *G. versicolor* malgaches comme dérivées de leurs correspondants africains à un niveau sub-spécifique.

A l'intérieur de Madagascar même, l'espèce forme divers biotypes.

Les caractères biométriques sont identiques chez les *G. versicolor* du plateau et celles de la haute forêt de l'Est (région de Périnet), à celà près que les femelles mûres de Périnet ont tendance à être plus grandes que celles du plateau avec des épines 2 plus allongées (rapport moyen $L_2/s_5\ s_6$ pour 26 femelles mûres de la région de Périnet : 2,93 ; $\sigma = 0,35$).

Il n'existe aucune différence entre les animaux des reboisements d'Eucalyptus et ceux qui vivent dans les lambeaux forestiers de la région de Tananarive.

Source : MNHN, Paris

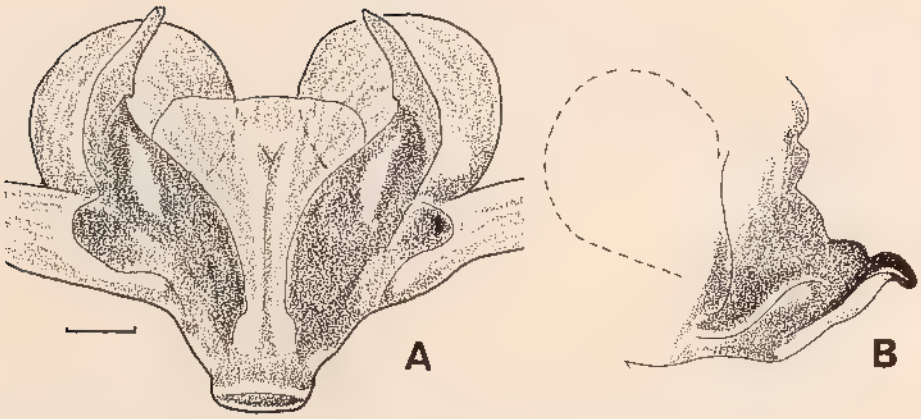


Fig. 47, épigyne de *Gasteracantha versicolor* d'Afrique (*CEM 2959*, *MRAT* 127097 (p.p.), Congo. A, B : vue postérieure, latérale. (Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Dans le sud de la forêt de l'Est, à des altitudes de 800-1 000 m, existe une curieuse variante de l'espèce, qui par son ornementation scutale et un certain raccourcissement des épines 2 tend vers *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*, alors que son épigyne est du type *versicolor* (pl. 3, *A*).

Les *Gasteracantha versicolor* côtières, que l'on trouve dans les mêmes localités que *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* convergent vers cette dernière espèce par leur décor scutal rayé, mais l'allure de leur épigyne, leurs rapports biométriques et le stade de développement d'un certain nombre de femelles mûres ne laisse aucun doute sur leur détermination (M. EMERIT, 1969, p. 291) (fig. 44, *E* ; pl. 3, *H*). Une pointe de pénétration ([41]) des Gastéracanthes du plateau vers le Sud-Ouest est représentée par des formes récoltées dans des forêts relictuelles du désert de l'Isalo, formes qui présentent un aspect caractéristique par suite de l'épaississement des écussons des poils de l'arête antérieure du scutum : cet épaississement est de nature sans doute somatique (pl. 4, *G*).

Les Gastéracanthes de la sous-espèce *G. v. avaratrae*, originaires en particulier de la montagne d'Ambre (Diégo-Suarez), méritent une mention particulière, car elles représentent, par les caractères de leur scutum, un terme intermédiaire entre *Gasteracantha versicolor* et l'espèce endémique *Gasteracantha thorelli* de Nosy Be (fig. 48, *A* ; pl. 5, *D*). Certains de ces animaux ont été déterminés sous le nom de *G. petersii* par E. SIMON ; cette dernière espèce, décrite par F. KARSCH en 1878 sur des spécimens Est-africains, était considérée par cet auteur comme différente de *Gasteracan-*

(41) Sous réserve qu'on ne change pas le statut de *Gasteracantha sanguinolenta andrefanae*.

Source : MNHN, Paris

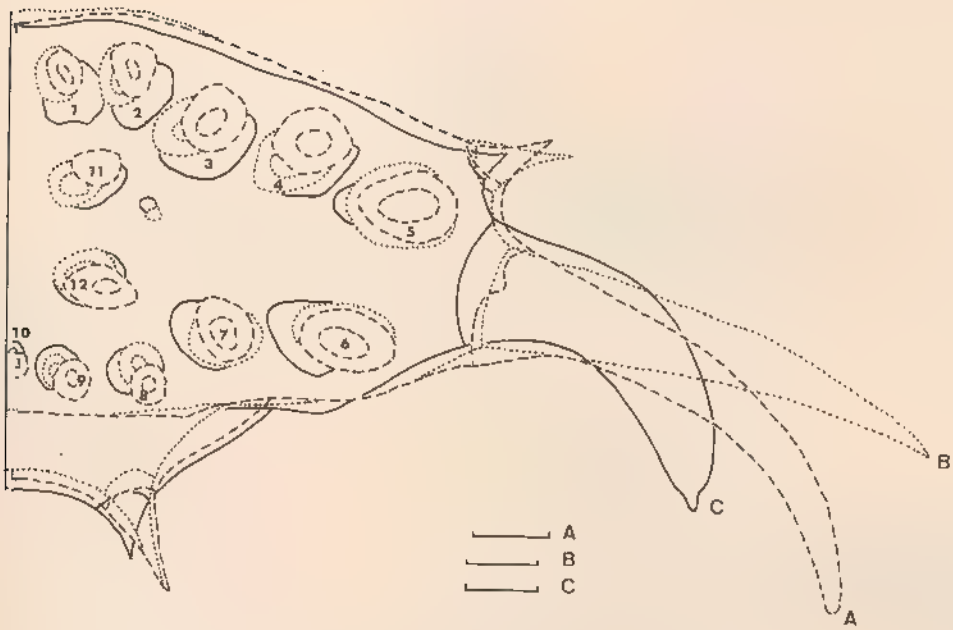


Fig. 48, superposition des scutums de trois Gastéracanthes de la lignée *versicolor* : A, *G. versicolor avaratrae*. — B, *G. versicolor formosa* (*CEM 2530*). — C, *G. thorelli*. (Segment d'échelle : 1 mm).

tha falcicornis A. G. Butler, 1873 en raison de ses épines 2 plus courtes et ne dépassant pas (c'est le cas aussi de l'espèce malgache) une ligne passant par l'extrémité des épines 3. En 1914 F. DAHL met *G. petersii* en synonymie avec *G. falcicornis*, synonymie que j'ai étendue en 1969, avec doute toutefois, aux *G. petersii* de E. SIMON. Un examen détaillé ultérieur de l'épigyne (fig. 49) permet de ranger maintenant ces animaux malgaches parmi les *G. versicolor*, position déjà adoptée par E. STRAND en 1907.

La Gastéracanthe de la montagne d'Ambre déterminée par E. SIMON comme étant *Gasteracantha transversa* (non C. L. K.) doit se ranger dans ce groupe subspécifique, avec toutefois des épines 2 plus épaisses.

f. **Gasteracantha thorelli** E. Keyserling, 1864
(fig. 50 ; pl. 2, 4)

E. Keyserling, 1864, p. 67.
F. DAHL, 1914, p. 271.
J. MILLOT, 1948, p. 146 (fig.).
P. BONNET, 1957, p. 1972.
M. EMERIT, 1969, p. 297.
Pachypleuracantha thorellii : F. DAHL, 1914, p. 276.

Source : MNHN, Paris

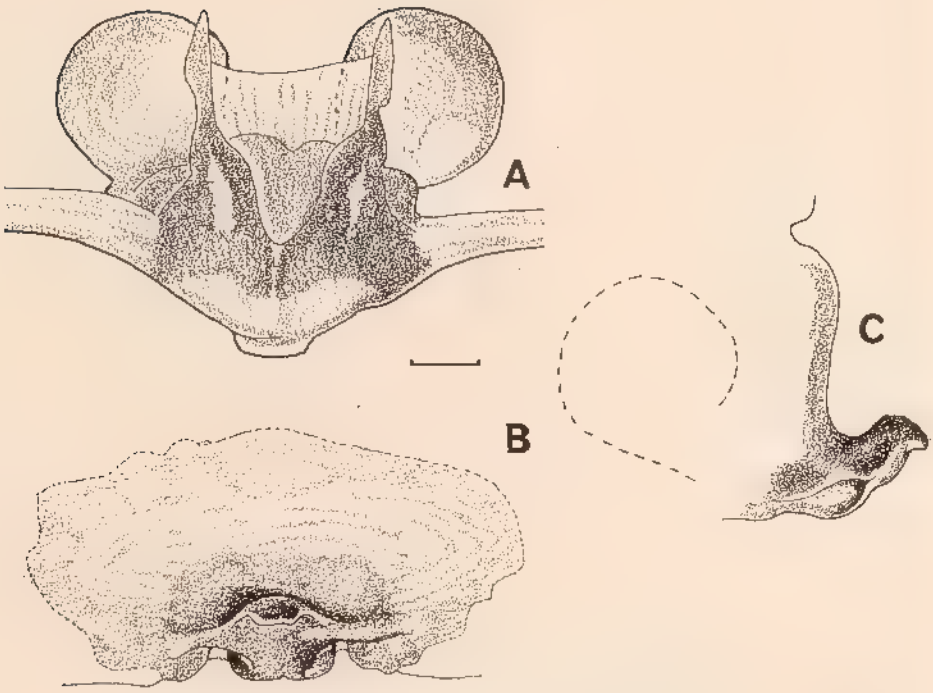


Fig. 49, épigyne de *Gasteracantha versicolor avaratrae* n. subsp., A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale.
(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Collections : Type de E. KEYSERLING au British Museum (N. H.). Autres muséums possédant cette espèce : *MNHN*, *MRAT*, *ZMHU*.

Répartition : Espèce endémique de Nosy Be (forêt de Lokobe) et de Nosy Komba.

Récolteurs : *G. Legras* ; *C. Ebenau*, 1880 ; *J. Millot*, 1946 ; *R. Legendre*, 1958 ; *H. Bertrand*, 1960 ; *M. Emerit*, 1965.

Références inédites : *CEM 2978* : Nosy Komba, *B. Massé*, VII-VIII. 1971, 2 femelles, un immature.

MNHN bocal 1383 : littoral de la baie de Baly et du Cap Saint-André, *Dr Joly*, 1900, deux femelles, un immature.

Description. — Plésiotype femelle *CEM 2522*, *MNHN* : Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 3.VI.1965, ponte obtenue le 7.VI.1965 (fig. 50):

Partie céphalique du prosoma rectangulaire à sillon longitudinal virtuel ; chélicères ayant 7 dents à la marge antérieure et 5 dents à la marge postérieure. Scutum deux fois plus large que long, à sigilles très gros, un peu anguleux et nettement aréolés ; 19 sigilles marginaux (fusion des S_{10}) ;

Source : MNHN, Paris

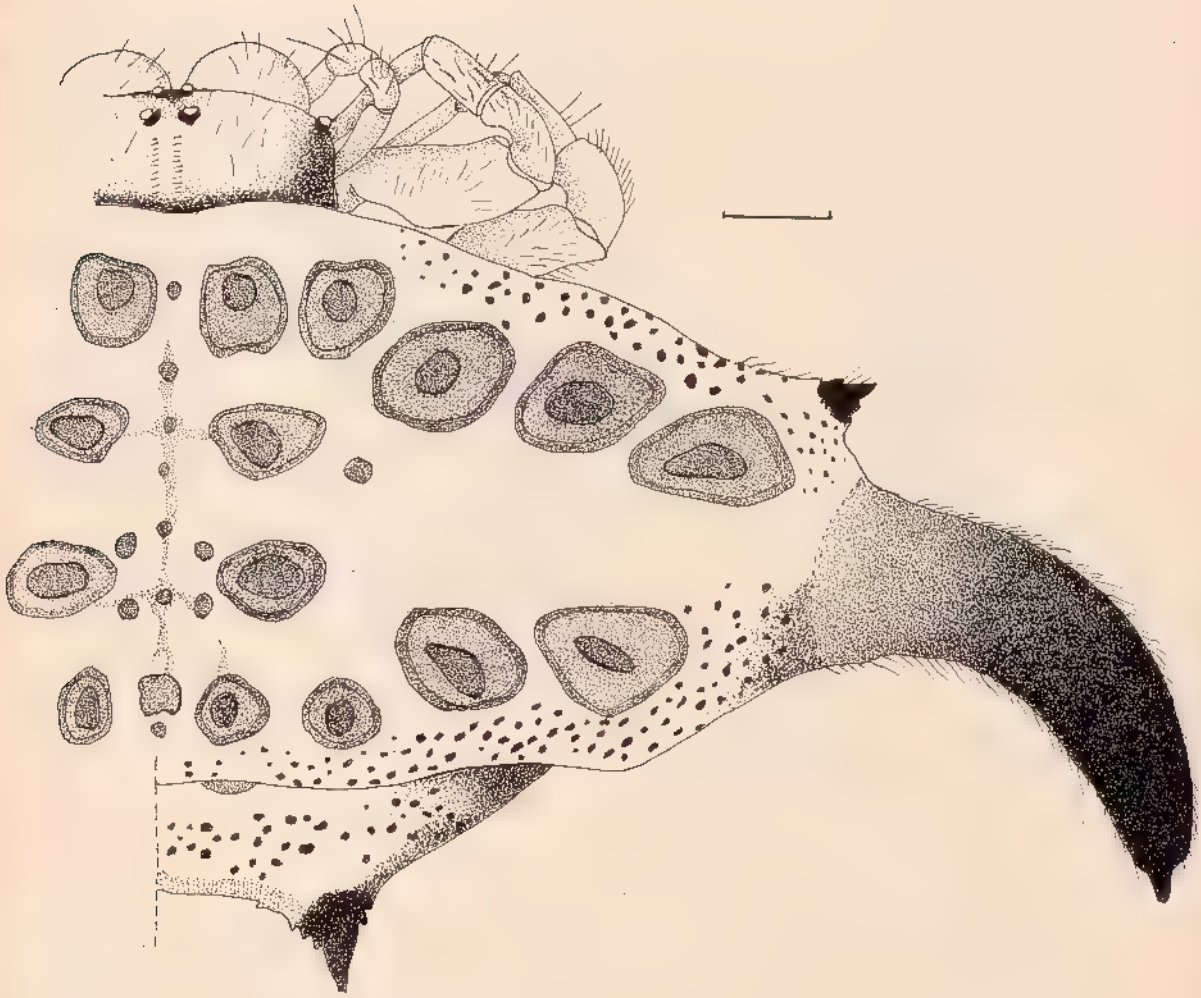


Fig. 50, *Gasteracantha thorelli*, femelle adulte (*CEM 2522*, Nosy Be, *M. Emerit*, 3.VI.1965). (Segment d'échelle : 1 mm).

ligne sigillaire postérieure presque droite ; trapèze sigillaire médian à peine plus large en arrière qu'en avant (rapport des bases : 1,2) ; petits sigilles de la musculature péricardique très visibles ; épines 1 courtes, coniques, jumelées aux épines 2, ces dernières épaisses, recourbées en arrière, sensiblement de même calibre jusqu'à leur extrémité qui est arrondie, et pourvue d'un net mucron pointu ; épines 3 coniques, mais plus courtes que chez *G. versicolor*. Formule trichobothriotaxique correspondant au stade VII de cette dernière espèce.

Source : MNHN, Paris

Décors : prosoma et pattes ocre jaune, ces dernières à pilosité noire ; sternum brun acajou ; scutum jaune abricot granulé de brun sur les bords ; sigilles bruns à centre plus foncé ; face ventrale jaune abricot mouchetée de brun ; épines noires velues ; griffes des chélicères et tubercule génital noirs.

Mesures en mm : $L_1 = 0,7$; $\widehat{L}_2 = 5,2$; $L_3 = 1,1$; $L_x = 6,4$; $L_{y1} = 5,3$; $L_{y2} = 6,3$; $a' b' = 1,6$; longueur du tibia de $P_1 = 1,6$; $L_{th} = 3,5$; $l_{th} = 2,8$; $L_{st} = 1,8$; $l_{st} = 1,3$; indice de courbure des épines 2 = 1,06 ; $L_2/s_5\ s_6 = 2,93$.

Néallotype mâle *CEM 2519-1* (mêmes références de capture que le plésiotype femelle, au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (pl. 4, *A*).

Morphologie identique à celle du mâle de *Gasteracantha versicolor*, aux différences près suivantes : rostre un peu plus long, formule dentaire de la chélicère gauche (marge antérieure : 3 dents ; postérieure : 2 dents).

Décor : identique à celui du mâle de *G. versicolor* précédemment décrit, avec toutefois une extension plus grande des taches mélaniques du scutum.

Mesures en mm : $L_x = 0,9$; $L_{y1} = 1,3$; $L_{y2} = 1,4$; $s_5\ s_6 = 0,5$; longueur du tibia de P_1 : 0,5 ; $L_{th} = 0,9$; $l_{th} = 0,7$; $L_{st} = 0,6$; $l_{st} = 0,4$; $r = 0,3$.

Disposition des épines en radioles sur les pattes du mâle *CEM 2497-27* (mêmes références) (semblable à celle de *Gasteracantha versicolor*) :

	P_1	P_2	P_3	P_4
Fémur				
Epines médio-ventrales	0	1	0	5-6
Epines latéro-distales	6	5	1	4-2
Epines latéro-dorsales au 1/3 apical	1	0	0	0
Patelle				
Epines apicales	1	0	0	1
Epines latéro-dorsales	1	1	0	2
Tibia				
Epines médio-dorsales	1	0-1	0	2
Epines latéro-distales	2	1-2	1	2

Affinités systématiques. — *Gasteracantha thorelli* est très proche de *G. versicolor* par son épigyne (fig. 51), ses bulbes copulateurs (fig. 28, *B*, p. 76), la disposition des épines sur les pattes du mâle, et probablement sa biologie, bien qu'elle soit encore mal connue ; les conditions d'habitat sont les mêmes chez les deux espèces, les pontes identiques (opercule uni) ; les mâles sont récoltés en juin. Pourtant, *Gasteracantha thorelli* ne peut être confondue avec aucune Gastéracanthe connue, africaine ou asiatique. C'est l'une des rares espèces que l'on peut déterminer « à l'œil ». Sa biométrie est connue (M. EMERIT, 1969). Elle se distingue de *Gasteracantha versicolor* par l'élévation de rapport $L_2/s_5\ s_6$, dont la moyenne dépasse 3, avec une variabilité faible ($\overline{X} = 3,05$; $\sigma = 0,33$ pour 34 femelles adultes).

Source : MNHN, Paris

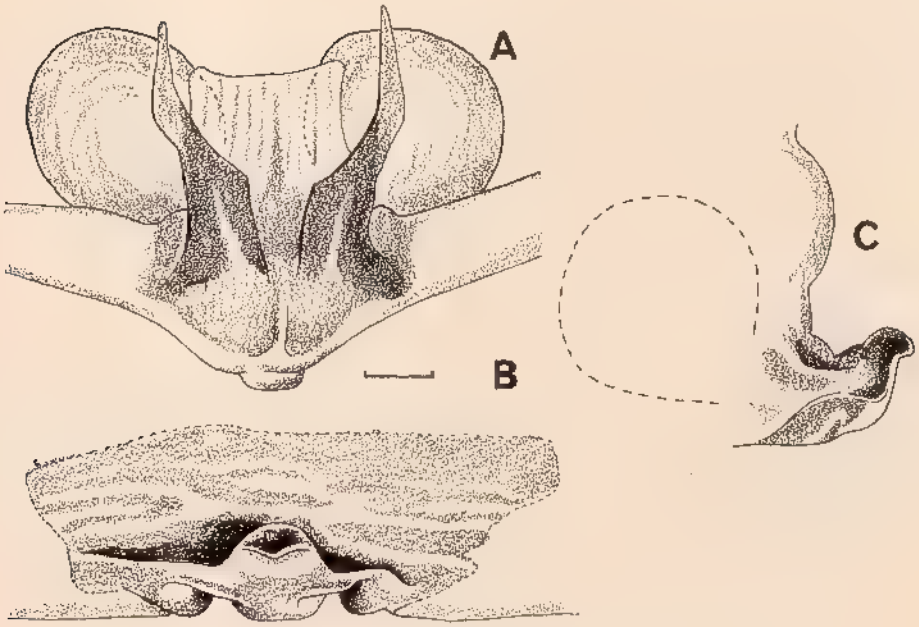


Fig. 51. épigyne de *Gasteracantha thorelli* (*CEM 2497-6*, Nosy Be, *M. Emerit*, 5.VI.1965). A, B, C : vue postérieure, ventrale, latérale.
(Segment d'échelle : 0,1 mm ; profil des bourses copulatrices en tirets).

Elle dérive incontestablement de *Gasteracantha versicolor avaratrae* soumises à l'isolement insulaire.

G. Genre **Pronous** E. Keyserling, 1881

Pronous E. Keyserling, 1881, p. 547 (espèce type du genre : *Pronous tuberculifer* E. Keyserling, 1881).

Seule Gastéracanthe malgache (*sensu lato*) qui ne fasse pas partie des *Gasteracanthinae*. Position systématique discutée.

Description. — Prosoma plus long que large, non rebordé latéralement, composé d'une partie thoracique dont seule la marge postérieure est recouverte par l'opisthosoma, et d'une partie céphalique peu relevée en avant. Yeux médians postérieurs beaucoup plus gros que les yeux médians antérieurs. Sternum un peu convexe séparant légèrement les hanches des P_4. Opisthosoma à bords latéraux parallèles, tronqué en arrière, mou. Filières non tubulées. Dimorphisme sexuel presque nul.

Source : MNHN, Paris

Répartition géographique. — Amérique (Mexique, Panama, Pérou), Madagascar, Inde (Ceylan), Indonésie (Malacca), Extrême-Orient (Tonkin).

Pronous tetralobus E. Simon, 1895

E. Simon, 1895, p. 856, 857, 863.

Type. — « Madagascar », théoriquement au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ([42]).

Description (d'après E. SIMON, p. 863). — Femelle : longueur 3,5 mm. Prosoma noir, avec une partie céphalique plus claire, orné à l'arrière d'une grande tache blanche sub-triangulaire. Yeux médians disposés selon un carré. Yeux postérieurs, vus par-dessus, un peu plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux. Sternum noir à centre noirâtre. Opisthosoma à bords latéraux presque parallèles, un peu acuminé antérieurement et tronqué postérieurement, pourvu à chacun de ses angles d'un gros lobe arrondi, de couleur fauve virant au noir, les deux lobes postérieurs étant plus grands que les antérieurs. Pattes rousses olivâtres, les fémurs plus clairs ; base des tibias et des basitarses annelés de jaune.

4. PRINCIPAUX TRAITS DE L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE

Il est difficile, mais possible, de dégager les grands traits de l'évolution des Gastéracanthes à partir de l'analyse des caractères morphologiques.

Certains d'entre eux sont remarquablement fixes et constants. Il en est ainsi de certaines particularités de la trichobothriotaxie, qui ne changent qu'au niveau familial ; des rapports linéaires liés au prosoma et aux appendices qui ne varient que d'une sous-famille à l'autre ; des réseaux structuraux qui permettent de regrouper certains genres.

D'autres caractères présentent une telle variation individuelle qu'ils sont difficiles à utiliser en systématique, et leur variation intra et interspécifique, surajoutée à la première, se traduit par la réalisation d'une multitude de biotypes plus ou moins sous la dépendance du milieu. Il s'agit en particulier des colorations, des décors, et dans certains cas, de l'état de développement des épines abdominales.

---

(42) Je ne puis donner ma position vis-à-vis de cette espèce que je n'ai pu retrouver dans les collections d'E. SIMON, sinon que je confirme le doute de cet auteur (1895, p. 856) qui rapproche sans conviction les *Pronous* des *Micrathena*. Le prosoma des quatre espèces observées au Muséum de Paris ressemble à celui des *Micrathena*. Mais les filières ne sont pas tubulées ; les téguments dorsaux de l'opisthosoma restent mous ; l'épigyne est constitué par deux courtes gouttières accolées (celui des *Micrathena* est en forme de dent ou de tubercule mousse pourvus d'un mucron visible de profil et faisant saillie au bord d'une fossette). Ces caractères, et surtout la présence d'yeux de taille hétérogène font des *Pronous* un groupe à part qu'il faut retirer de la sous-famille des *Micratheninae*.

Source : MNHN, Paris

A. LES COLORATIONS ET DÉCORS ; RÉALISATION DES TYPES MÉLANIQUES

Trois couches superposées interviennent dans la réalisation du décor opisthosomien des Gastéracanthes. Elles sont constituées par :

— la cuticule elle-même, plus ou moins brunie ;

— l'hypoderme, chargé de pigments mélaniques (noirs) et caroténoïdes (jaunes ou rouges) ;

— la zone sus-intestinale, contenant des cristaux blancs de guanine.

Il existe trois types fondamentaux de décors scutaux : un type jaune clair uniforme ; un type constitué par une alternance de deux ou trois bandes transversales jaunes sur fond noir ou acajou, les bandes pouvant être remplacées par des taches arrondies ou irrégulières ; enfin, un type uniformément brun rouge ou noir.

La chitine cuticulaire est faiblement teintée en jaune brun, avec assombrissement au niveau des sigilles et des épines abdominales, celui-ci étant d'autant plus marqué que l'animal est plus âgé. On observe dans certains cas des exuvies totalement dépigmentées ; il doit s'agir d'animaux ayant mué prématurément, dont la chitine n'a pas eu le temps de se tanner.

La pigmentation blanche à guanine est généralement localisée, du moins en apparence, mais s'étend quelquefois sur toute la surface du dorsum opisthosomien. Ex. : *Thelacantha brevispina* (*Gasteracantha alba*). En localisation, elle forme généralement une ou plusieurs taches péricardiques : *Madacantha* (*Gasteracantha*) *nossibeana* (type de E. STRAND). L'accumulation de guanine peut être généralisée, mais n'être pas suffisamment dense pour donner à l'opisthosoma une coloration blanche. Elle n'est visible que si la mélanisation susjacente disparaît et, se combinant avec l'existence des pigments caroténoïdes, donne au dorsum opisthosomien un aspect jaune clair caractéristique (pl. 7, *E*). C'est le cas des *G. rufithorax* d'E. SIMON et de diverses sous-espèces de *G. sanguinolenta*, originaires de Madagascar, des Séchelles, et même d'Afrique. Chez *G. versicolor* de l'Angavokely, on trouve surtout cette livrée en fin de saison sèche chez les nymphes V et VI, ce qui n'est pas étonnant, car l'accumulation de guanine est un phénomène métabolique, lié aux saisons.

C'est la guanine qui donne à la ponctuation d'*Isoxya reuteri* sa coloration blanche, cette ponctuation étant due par ailleurs à l'existence de lacunes dans la mélanisation intense de l'opisthosoma.

La pigmentation hypodermique comporte éventuellement :

— des pigments caroténoïdes,

— des pigments mélaniques.

Le pigment caroténoïde est de couleur jaune, très stable en collection.

Les pigments mélaniques, rouges ou noirs, s'accumulent chez certains individus, entraînant l'apparition d'un polymorphisme pigmentaire intra-

Source : MNHN, Paris

spécifique. Ces phénomènes de mélanisation, déjà bien connus chez les Insectes, ont été signalés par R. E. MASCORD (1966 *b*) chez des Araignées australiennes. Il cite en particulier le cas d'une femelle d'*Austracantha* (nommée *Gasteracantha*) *minax* (variété *lugubris*) — déjà décrite par H. R. HOOG en 1900 (p. 74).

Chez les *Thelacantha*, C. L. DOLESCHALL (1859, p. 43, 44) signale une forme mélanique de *T. brevispina*, décrite sous le nom de *Plectana roseolimbata* n. sp., et une forme semi-mélanique de la même espèce, à bande noire centrale, qu'il décrit sous le nom de *Plectana mediofusca* n. sp. De belles représentations de ces formes figurent dans l'ouvrage de T. YAGINUMA (1960).

Des phénomènes analogues existent chez diverses *Gasteracanthinae* de Madagascar et des îles voisines.

La mélanisation se traduit de deux façons différentes selon que l'on observe l'extension de la pigmentation mélanique, ou une augmentation de son intensité.

En ce qui concerne l'extension de la pigmentation, la mélanine peut former une série de taches noires qui augmentent de superficie jusqu'à envahir toute la surface du dorsum opisthosomien.

Les *G. rufithorax*, *G. nigripes* et *G. sepulchralis* de E. SIMON représentent trois stades successifs et progressifs de mélanisation de la même forme géographique (fig. 41, p. 100).

Des phénomènes semblables de mélanisation se rencontrent aussi chez d'autres *Gasteracanthinae* ; chez les *Isoxya* malgaches, une femelle récoltée à Bevanana par J. MILLOT représente une forme mélanique d'*Isoxya cowani* (pl. 1, *F*).

Chez *Augusta*, il existe 2 étapes successives dans la mélanisation d'une même espèce méga-endémique.

A partir de formes claires dont seules, les épines, le bord antérieur opisthosomien, les patelles, fémurs et tarses des appendices sont noirs, on arrive à une forme presque entièrement mélanique où le noircissement s'étend à la totalité du dorsum prosomien et la presque totalité du dorsum opisthosomien, à l'exception d'une tache postérieure jaune (pl. 7, *A*, *B*).

Chez les femelles de *G. rhomboidea*, la mélanisation opisthosomienne apparaît au niveau des épines et des sigilles qu'elle marge de noir. C'est le cas des *G. rhomboidea rhomboidea* et des *G. rhomboidea comorensis* (pl. 3, *E*, *F*).

Puis il se forme des bandes transversales noires par élargissement des aires de mélanisation, bandes tranchant sur un fond jaune. Ce décor, très répandu chez les Gastéracanthes (*G. taeniata*, *G. sanguinolenta* Koch) existe à l'état stabilisé chez les *G. rhomboidea madagascariensis* (pl. 3, *C*).

Chez les mâles de Gastéracanthes les phénomènes de mélanisation sont fréquents.

Chez *Augusta* (pl. 6, *H*, *I*, *J*), à côté de mâles dont la mélanisation

Source : MNHN, Paris

opisthosomienne est absente (*CEM 2106-2*), ou se traduit seulement par l'existence d'une fine bande longitudinale médiane (*CEM 2808*), on en trouve chez lesquels le dorsum opisthosomien est panaché de noir sur toute sa surface (*CEM 2785-1*). Les mâles d'*Acrosomoides acrosomoides* (pl. 6, *A*, *B*, *C*) se présentent sous une forme mélanisée (*CEM 2777*) enfin, à opisthosoma panaché de noir (*CEM 2807-1*).

Les opisthosomas des mâles de *G. versicolor* se présentent également sous trois aspects, selon qu'il sont dépourvus de mélanisation, panachés de noir (ce qui constitue le cas général), ou entièrement mélaniques (pl. 6, *D*, *E*, *F*).

Il existe aussi des femelles de *G. versicolor* à scutum mélanique, mélangées aux femelles normales (pl. 7, *C*).

La mélanisation peut toucher également le prosoma et les pattes, mais elle est également stabilisée au niveau de la sous-espèce : absence de mélanisation chez *G. sanguinolenta insulicola* ; prosoma non mélanisé, mais pattes annelées de noir chez *G. s. bigoti* et *G. s. andrefanae*, pattes noires à partir du fémur et prosoma clair chez *G. s. mangrovae* et *G. rhomboidea comorensis*, enfin prosoma et pattes noires chez *G. rh. madagascariensis* et *G. rh. rhomboidea*.

Indépendamment de son extension, la pigmentation mélanique peut être plus ou moins intense, allant du noir absolu à l'acajou, et au roux ; au décor à bandes noires et jaunes se substitue un décor à bandes rousses et jaunes que l'on rencontre chez les *Gasteracantha versicolor* côtières, les *G. rhomboidea* de la région de Fort Carnot, les *G. versicolor avaratrae*, et à l'état à peine indiqué, chez les nymphes âgées des *G. versicolor* du plateau (pl. 7, *G*).

Certaines *G. versicolor*, au sein d'une population à coloris normal, présentent un scutum de teinte intermédiaire entre la teinte courante acajou et le noir ; cet assombrissement homogène de la livrée s'observe chez les animaux vivant en forêt primaire (*CEM 2039* de la Mandraka, *CEM 1952-2* de Périnet) (pl. 7, *F*) ; on l'observe aussi chez les *G. versicolor* de l'Isalo (*CEM 1818*), où il s'ajoute à celui qui est dû à l'épaississement des embases colorées des poils (pl. 4, *G*).

On peut s'interroger sur la signification de ces variations de décor : existerait-il comme l'a supposé P. L. G. BENOIT (1962 *a*) pour *G. sanguinolenta*, une action du milieu qui, selon qu'il est représenté par une savane sèche ou une forêt humide, entraînerait l'apparition d'animaux clairs ou rayés de noir ? On comprendrait alors les différences qui existent entre les Gastéracanthes malgaches des forêts de l'Ouest ou du plateau, et celles de la forêt humide de l'Est. Il est difficile toutefois d'expliquer pourquoi on trouve dans le même biotope, la mangrove, une sous-espèce non mélanique au sud-ouest de Madagascar (*G. sanguinolenta bigoti*), et une autre mélanique au nord-ouest (*G. s. mangrovae*) ; seules, les différences dans le climat général pourraient expliquer ce phénomène (nombre de jours d'in-

Source : MNHN, Paris

solation moins grand, précipitations plus abondantes à Nosy Be qu'à Tuléar ?).

L'examen comparatif de très nombreuses séries de mâles de *G. versicolor*, de reboisements secs d'Eucalyptus d'une part (Angavokely), de forêt humide primaire d'autre part (Périnet, Ambohimanga), permettent de constater que, statistiquement, il existe une proportion bien plus forte de formes mélanisées dans le biotope forestier humide que dans le biotope sec, bien qu'il puisse exister au sein d'une même population un mélange d'animaux des trois catégories (M. EMERIT 1969).

NOMBRE DE MALES OBSERVÉS SUR LE TERRAIN

Origine	Livrée claire	Livrée panachée	Entièrement mélanique
—	—	—	—
Reboisements	9	61	1
Forêt primaire ...	15	53	43

Le camouflage réalisé ici octroierait aux Araignées des avantages sélectifs du même ordre que ceux qui ont favorisé l'extension d'un mélanisme industriel des Lépidoptères de Grande-Bretagne (M. LAMOTTE, 1966), ceci, dans un tout autre milieu ! Il est difficile de décider ici si cette mélanisation des Gastéracanthes est une adaptation directe ou le résultat d'une sélection, ne sachant rien de la part que peut prendre la génétique dans la réalisation des types de coloration chez ces Araignées.

B. LA MORPHOGENÈSE DES ÉPINES ABDOMINALES

G. KOLOSVARY (1931) a constaté que chez deux Gastéracanthes, prises comme types du groupe ([43]), la variabilité des épines 2 est plus grande que celle de la masse du corps et il pense que ces épines constituent une unité phylogénique autonome par rapport au reste de l'animal, unité ayant conservé des potentialités évolutives latentes. Une étude biométrique (M. EMERIT, 1969) montre que cette conception reste valable pour les Gastéracanthes malgaches ; comme dans le cas de la trichobothriotaxie, deux types de variation peuvent être envisagés : une variation externe (inter ou sub-spécifique) ; une variation interne (d'individu à individu, ou entre la droite et la gauche de la même Araignée).

Si l'on considère les tendances évolutives elles-mêmes, les épines peuvent s'allonger, ou au contraire rester rudimentaires, voire ne pas apparaître ; s'étendre horizontalement ou se redresser à la verticale ; rester écartées ou se rapprocher de l'axe du corps ; être droites ou s'incurver. Ces

(43) Il s'agit de : *Gasteracantha fornicata* Fabr. (= *G. diardi* Dahl) et *Macracantha arcuata* (Fabr.).

Source : MNHN, Paris

différentes tendances morphogénétiques peuvent s'exprimer indépendamment les unes des autres, entraînant l'apparition d'une sub-spéciation selon un type « en mosaïque » ; elles varient tout au long du développement post-embryonnaire, au cours duquel peuvent se produire des arrêts de croissance définitifs.

La croissance en longueur des épines devient chez certaines espèces hypertélique par rapport au corps en fin de développement. Cette évolution ne fait que s'ébaucher chez les Gastéracanthes malgaches (*G. versicolor avaratrae*). Elle atteint son maximum d'ampleur chez divers genres de *Gasteracanthinae* (*Macracantha*, *Gasteracantha curvispina*) et de *Micratheninae* (*Micrathena*), l'ensemble constituant un beau cas de convergence. Elle est souvent liée à l'incurvation qui peut être régulière (*G. falcicornis*) ou dissymétrique ; dans ce dernier cas le bord antérieur de l'épine croît plus vite que le bord postérieur (type « *Pachypleuracantha* » de F. DAHL, 1914, épine 1 de *G. rhomboidea rhomboidea* ...). La tendance à l'incurvation est aussi intra-spécifique : elle est fréquente au sein de populations de *G. versicolor* malgaches (pl. 7, *C*, *D*, *H*). Sur ce point, chez les *Gasteracantha* africaines, la variation interne est quelquefois si grande que l'on passe d'une façon continue d'une espèce à l'autre : *G. versicolor-G. milvoides-G. falcicornis* (P. L. G. BENOIT, 1962 *a*, p. 60, 63).

L'orientation des épines peut également varier : chez certaines *Isoxya*, celles-ci peuvent se redresser à la verticale, ce qui constitue un caractère systématiquement valable, mais que l'on rencontre aussi chez certains individus appartenant à d'autres espèces dont les épines sont normalement étalées. Ces formations peuvent aussi se couder à leur base, comme chez les *G. curvispina* africaines, caractère que l'on rencontre aussi chez quelques *G. versicolor* tératologiques à exuviation anormale.

L'évolution la plus curieuse est l'absence d'une ou plusieurs paires d'épines, que l'on constate chez les femelles adultes de certaines espèces. Les épines 3 disparaissent rarement : elles manquent chez *Gasteracantha mengei* et le genre *Acrosomoides* ; il en est de même des épines 2, absentes chez *G. clarki*. Au cours du développement post-embryonnaire, ce sont ces deux paires d'épines qui apparaissent les premières, et elles sont sans doute les plus anciennes du point de vue phylogénique. Les épines 1 manquent beaucoup plus fréquemment, mais à l'inverse des précédentes, cette lacune n'est généralement pas stabilisée pour une espèce donnée, puisqu'il existe, chez *Gasteracantha sanguinolenta insulicola* par exemple, tous les intermédiaires entre des femelles mûres à épines 1 normales et d'autres qui en sont totalement dépourvues. Il est possible de faire des observations analogues chez *Acrosomoides acrosomoides*, alors que chez *Gasteracantha rufithorax*, l'absence d'épine 1 semble s'être enfin stabilisée. Il peut même exister, chez certains individus de *G. sanguinolenta insulicola*, une dissymétrie entre la droite et la gauche, l'épine n'étant présente que d'un côté seulement ; une étude biométrique, entreprise sur diverses nymphes de cette espèce, montre

Source : MNHN, Paris

que l'absence d'épine 1 chez certains individus est la conséquence d'un arrêt local de croissance et n'est nullement due à une atrophie de cette formation (M. EMERIT, 1969). Chez l'espèce africaine *Aetrocantha falkensteini* où un arrêt de développement de grande amplitude bloque l'évolution des structures génitales externes et du réseau structural de la femelle mûre, seules les épines 3 apparaissent sous forme de petites ébauches.

Chez certaines *Isoxya* comme *I. mucronata*, *I. semiflava*, les trois paires d'épines restent minuscules, et elles disparaissent même chez *I. penizoides*, mais dans tous ces cas, l'examen de l'épigyne et du réseau sigillaire montre que le reste de l'opisthosoma n'a pas subi d'arrêt de développement. Les sigilles 6 et 7 sont séparés alors qu'ils ne le sont pas chez *Aetrocantha*, qui n'a que 18 sigilles marginaux ([44]). La réduction des épines des *Isoxya* n'est pas un caractère primitif : l'absence d'épines est en train de se réaliser par un phénomène de surévolution.

L'aspect obtus des épines de *Thelacantha brevispina*, *Isoxya mossamedensis*, *Isoxya cowani* s'explique par une disharmonie entre la croissance en longueur et la croissance en largeur, qui seule reste normale.

Les épines des Gastéracanthes ont-elles une signification phylogénique ? Elles sont une conséquence de la scléritisation du tégument poussée à l'extrême. Cette scléritisation est, selon H. W. LEVI (1967, p. 579) une adaptation des Araignées qui sont constamment pendues au centre de leur toile et ne peuvent échapper à l'insolation en gagnant une retraite, ou lutter contre la dessiccation par le gigantisme, qui réduit le rapport surface/volume. Quant à l'aptitude qu'ont certaines *Araneidae* à réaliser des formes hypertéliques bizarres dans des plans autres que le plan de symétrie, F. A. TURK (1964) pense qu'il s'agit d'une tendance évolutive sans utilité apparente, à laquelle il donne le nom d' « allocotogenèse ».

C. ESQUISSE PHYLOGÉNIQUE

Il est actuellement impossible de bâtir une phylogénie des *Gasteracanthinae* à partir des biotypes pigmentaires et de l'évolution des épines. Les réseaux structuraux et certains caractères tirés de l'appareil génital offrent une base plus sûre pour entreprendre cette étude.

Les *Gastroxyini*, en raison de leurs caractères très spéciaux, ont dû se détacher très tôt du reste des *Gasteracanthinae*. Convergeant avec certaines *Micratheninae*, il s'agit d'un petit groupe, à espèces toutes endémiques, sans possibilité d'évolution ultérieure.

Les *Gasteracanthini* se scindent en deux grandes lignées à évolutions parallèles portant notamment sur les réseaux structuraux : les *Isoxyina* et les *Gasteracanthina*, ces dernières étant les plus évoluées. Les *Isoxya* se

---

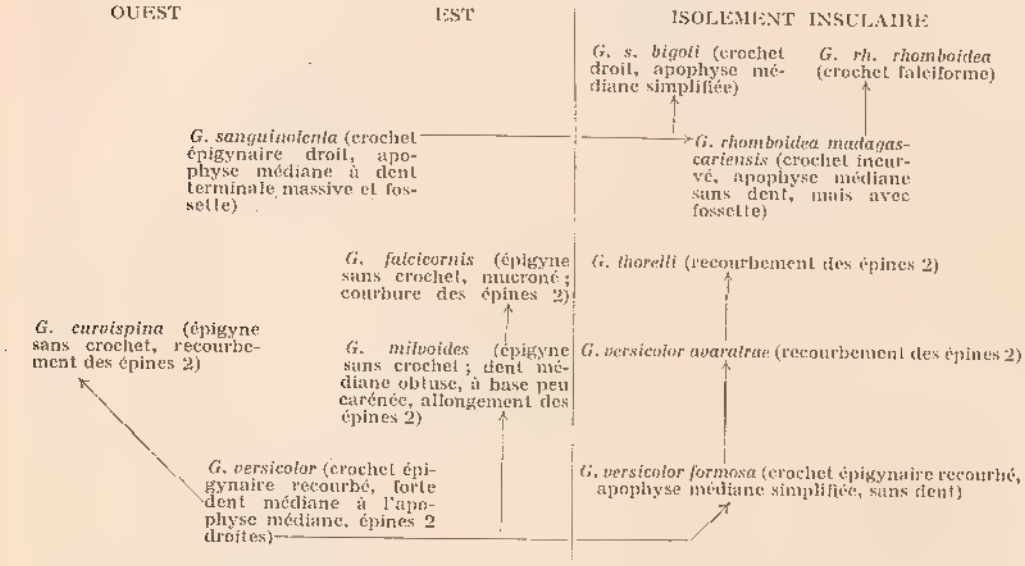
(44) P. L. G. BENOIT (1962 *a*, p. 44) ne tient pas compte de l'existence des sigilles 10, et ne signale donc que 16 sigilles marginaux chez *Aetrocantha*.

Source : MNHN, Paris

distinguent de toutes les autres *Isoxyina* par leur réseau structural : les sigilles 6 et 7 se séparent l'un de l'autre selon un axe longitudinal et non transversal, ce qui entraîne une déformation caractéristique des génératrices transverses du réseau. Cette séparation existe ici chez les adultes des deux sexes, alors que chez certaines *Gasteracanthina* (*Gasteracantha*), elle ne se produit que chez les femelles, à partir du stade IV.

Au sein des *Gasteracanthini*, à fort dimorphisme sexuel et pourvues d'un tubercule génital, s'isole une lignée dont les réseaux structuraux présentent des génératrices convexes vers l'avant : le genre *Thelacantha* est peut-être à l'origine des premiers *Acrosomoides*, ceux-ci donnant à Madagascar le genre endémique *Madacantha* ; les épigynes des femelles de ces trois genres se ressemblent. Une seconde lignée, celle des *Gasteracantha* a des réseaux structuraux à mailles sensiblement rectangulaires et à génératrices transverses droites ou faiblement concaves vers l'avant.

La micro-évolution des diverses espèces du genre *Gasteracantha* se fait suivant un type en mosaïque, jouant sur deux lignées phylétiques dont il est possible d'imaginer l'évolution clinale selon le schéma suivant :



La longueur du développement post-embryonnaire, s'alliant à des arrêts de développement portant sur certaines parties du corps, joue un grand rôle dans cette spéciation, qui est sous la dépendance de conditions d'isolement biogéographiques qui seront évoquées plus loin.

Source : MNHN, Paris

III. BIOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

1. Biologie de *Gasteracantha versicolor*

A. *Habitat de l'espèce*

a. Les biotopes forestiers. — *Gasteracantha versicolor* est un animal forestier, caractéristique du domaine phytoclimatique de l'Est, tel qu'il est défini par H. Perrier de la Bâthie (1921). Ce domaine, lorsqu'il n'est pas défriché, est constitué par une pluvisilva continue qui s'étend en altitude jusqu'au bord oriental du plateau central. Mais en plus de cette répartition continue, cette Gastéracanthe se rencontre aussi de façon discontinue dans des forêts qui appartiennent la plupart du temps au domaine du Centre et qui sont, soit des formations relictuelles, soit des reboisements artificiels.

La pluvisilva d'altitude s'étendait naguère bien plus loin que le rebord oriental du plateau, mais les feux de brousse répétés l'ont fait disparaître à l'exception de quelques îlots relictuels, que de grandes étendues de prairies isolent géographiquement de façon complète du reste de la forêt de l'Est. Ces îlots peuvent être des collines sacrées ; des forêts relictuelles de fond de vallée ; des forêts de sommet.

— Les « Collines sacrées » sont des lieux préservés par l'Homme pour des raisons rituelles. C'est le cas d'Ambohimanga (20 km au Nord de Tananarive), d'Antsahadinta (20 km au Sud-Ouest de Tananarive), d'Ambohidatrimo (13 km au Nord-Ouest de Tananarive). Il existe en tout douze collines sacrées dans l'Imerina, dont Tananarive occupe le centre, mais la plupart sont trop modifiées par la proximité de la capitale, ou trop peu boisées, et ne recèlent pas de Gastéracanthes, à l'exception des trois localités citées.

— Les forêts relictuelles de fond de vallée, dites « forêts digitées de plateau » relativement préservées des feux de brousse en raison de leur situation particulière, sont néanmoins en voie de disparition totale. C'est le cas des îlots forestiers au Nord d'Ankazobe, sur le Tampoketsy d'Ambohitantely (km 113 route de Majunga). Certains îlots de cette station ne dépassent pas une centaine de mètres d'épaisseur, mais le sous-bois est très dense.

Source : MNHN, Paris

— Les forêts de sommet sont plus importantes, mais seule, leur lisière inférieure est peuplée de Gastéracanthes. C'est le cas du massif de l'Angavokely (km 40 route de Tamatave).

Toutes ces localités ont la végétation caractéristique de la forêt de l'Est d'altitude, et renferment des *G. versicolor*, à l'exclusion de tout autre espèce de Gastéracanthe, la seule exception connue étant Ambohitantely, où l'on trouve également des *Acrosomoides acrosomoides*. Cette dernière espèce supporte donc le climat du plateau, mais moins bien que *G. versicolor*.

Le domaine du Centre, situé au-delà du ressaut de la falaise orientale, est soumis modérément à l'action des alizés. Son climat est plus sec et contrasté que celui de l'Est. On ne sait rien de la climatologie des forêts relictuelles. Il serait dangereux d'utiliser les données de l'observatoire de Tananarive car il doit exister un « effet tampon » important en sous-bois primaire par rapport aux prairies.

Gasteracantha versicolor a colonisé secondairement des reboisements d'Eucalyptus où l'espèce s'est multipliée de façon particulièrement active. Il s'agit en particulier de tous ceux qui sont traversés par la route de Tamatave, du km 24 au km 40, et de ceux de Mantasoa et de Manjakandriana. Le peuplement est très dense : dans une plantation d'Eucalyptus de l'Angavokely il a été possible de dénombrer 24 mâles, 85 femelles immatures et 15 femelles adultes dans une parcelle écologique de 10 m de côté, contenant 12 arbres, qui n'étaient pourtant prospectés que jusqu'à une hauteur de 2 m (M. EMERIT, 1969). L'aptitude qu'ont les Gastéracanthes de former des peuplements denses ne se limite pas d'ailleurs à la seule espèce *G. versicolor*. *G. rhomboidea madagascariensis* est également dans ce cas ; P. CAMBOUÉ, dès 1887, signale que cette espèce « semble vivre très bien en famille ».

Tous les reboisements d'Eucalyptus ne sont pas peuplés de *G. versicolor* : à l'Angavokely, les animaux préfèrent les bois de taillis, où les arbres coupés font rejaillir de nombreux rejets de souche sans grand feuillage et à écorce persistante. Par contre, les jeunes plantations d'Eucalyptus à feuilles larges et à couverture dense ne recèlent aucune Gastéracanthe. En règle générale, ne sont peuplés que les reboisements qui sont voisins d'un massif forestier primaire. C'est le cas de l'Angavokely et de Mantasoa, qui confine à la haute forêt de l'Est. Il ne semble pas exister de *G. versicolor* dans les bois d'Arivonimamo, d'Ambatolampy, et même d'Ivato (malgré, pour cette dernière localité, la présence toute proche d'Ambohidatrimo).

Un dernier habitat, très particulier, de *G. versicolor*, est constitué par les forêts relictuelles de l'Isalo : les grès continentaux de ce désert situé au Sud-Ouest de Madagascar, se sont déposés du Trias au Bajocien-Bathonien, à une époque où les relations continentales entre la Grande Ile et l'Afrique étaient devenues précaires (R. FURON, 1953, p. 210). L'érosion de ces grès a donné des reliefs tabulaires entaillés par de profonds canyons dont le microclimat contraste, par son hygrométrie plus forte et ses écarts

Source : MNHN, Paris

thermiques plus faibles, avec le désert environnant. Le climat de celui-ci est d'ailleurs, selon H. HUMBERT (1955, p. 443), analogue à celui des pentes occidentales du Centre. Dans les canyons, se sont installés des formations forestières primaires, que H. HUMBERT rattache au domaine du Centre, mais qui sont complètement isolées des formations végétales de celui-ci. Ces forêts recèlent une faune de *Gasteracantha versicolor*, qui présente ici un caractère relictuel.

b. LES FACTEURS ÉCOLOGIQUES. — La climatologie permet-elle de comprendre la répartition de *Gasteracantha versicolor* ? L'essentiel de nos données viennent du domaine de l'Est et mettent en évidence une influence de l'altitude.

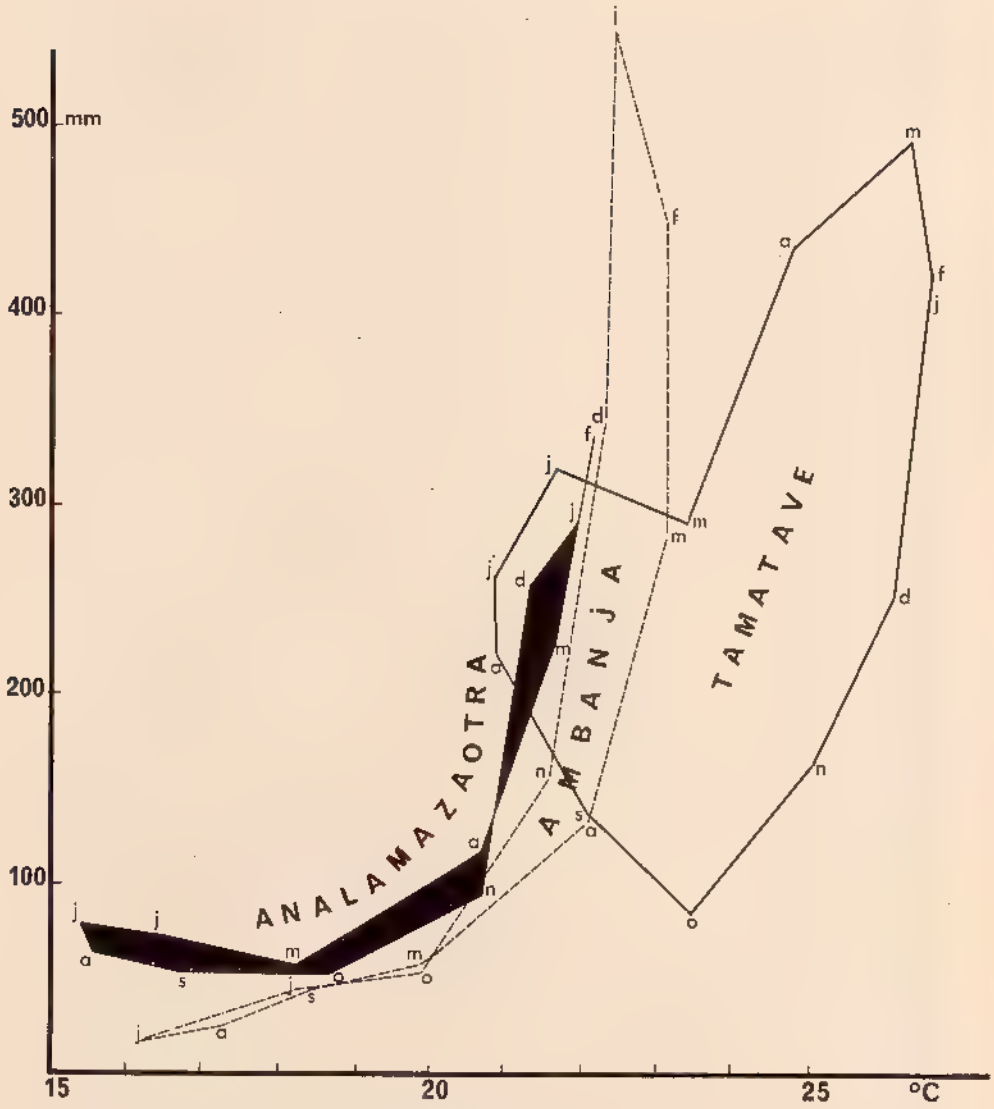
— *Température et régime pluviométrique* : Le climat de l'Est est riche en précipitations dues à l'arrêt des alizés par la barrière géographique représentée par le ressaut oriental du plateau ; ceux-ci apportent sur la presque totalité de la côte au moins 2,50 m de pluie annuelle ; mais il existe des différences climatiques entre la forêt côtière et la forêt d'altitude, en relation avec la variation des faunes de Gastéracanthes. Il est bon de les évoquer ici, par comparaison des climatogrammes de Tamatave, repris de R. PAULIAN (1961) et de Périnet (Analamazaotra) (d'après M. EMERIT, 1969) (fig. 52). Tamatave est au niveau de la mer, Périnet à 910 m d'altitude.

Les deux climatogrammes montrent un maximum pluviométrique, situé en février pour Analamazaotra et en mars pour Tamatave, mais la précipitation totale est beaucoup plus abondante dans cette dernière localité. Les moyennes mensuelles thermiques sont plus élevées sur la côte Est, ce qui décale le climatogramme correspondant vers les valeurs fortes des abcisses, et l'évolution de ces moyennes tout au long de l'année est très différente pour les deux stations, de sorte que les deux cycles ont un aspect très dissemblable. Les courbes des températures mensuelles maximale, minimale et moyenne pour deux stations d'altitude ([45]) et une station côtière (Tamatave) présentent également des différences (fig. 53) : elles sont très proches l'une de l'autre pour les deux premières stations avec un décalage de 3 à 4 degrés vers les températures inférieures par rapport à Tamatave, mais le profil des courbes portant sur les moyennes est le même pour les trois stations, avec un écart thermique annuel faible. L'écart mensuel entre maximum moyen et minimum moyen est un peu plus fort pour les stations d'altitude que pour la station côtière.

Si l'on étudie la variation des minima et maxima absolus de chaque mois des différences très intéressantes apparaissent : il n'existe pas de courbe pour Tamatave, mais J. RAVET (1953, p. 301) signale que, pour la côte Est, les plus fortes valeurs absolues observées ont été de 36°,7 à Diégo-Suarez

(45) Une station en pleine forêt (Analamazaotra), une autre en lisière (Moramanga).

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 52, climatologie des forêts de l'Est et du Sambirano. Climatogrammes de la haute forêt de l'Est (Analamazaotra, près de Périnet) (d'après M. EMERIT, 1969), de la forêt côtière de l'Est (Tamatave) et du Sambirano (Ambanja) (ces deux derniers, d'après R. PAULIAN, 1961).

Source : MNHN, Paris

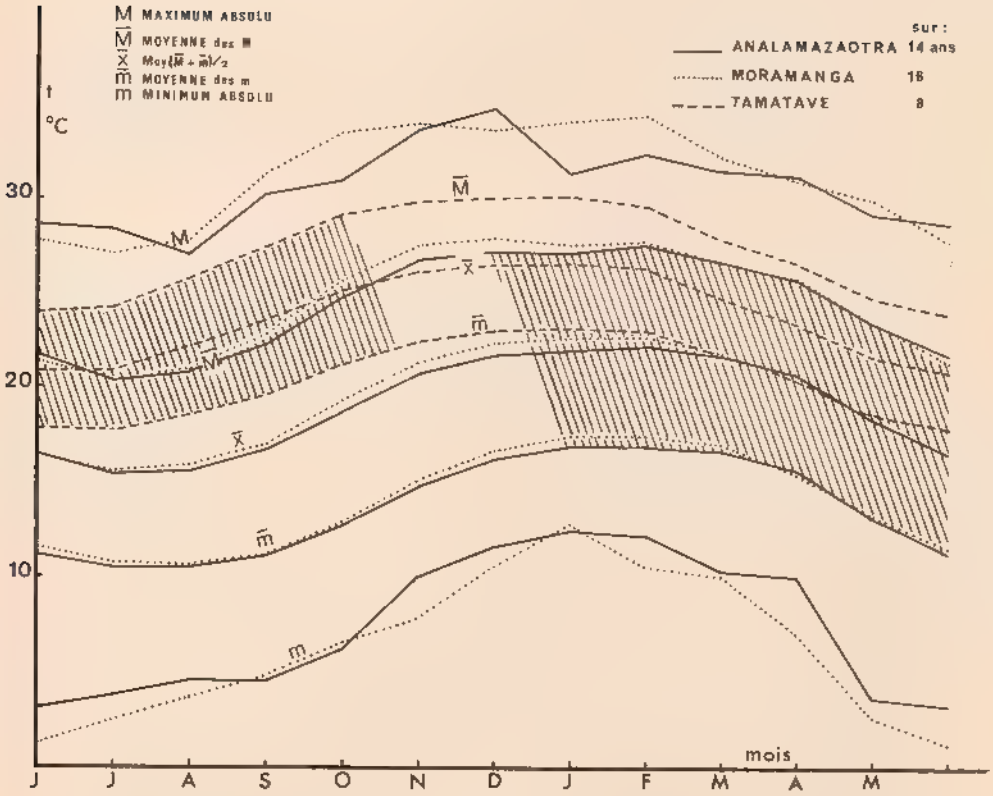


Fig. 53, températures mensuelles de la forêt de l'Est (données relatives à Analamazaotra et Moramanga, d'après M. EMERIT, 1969 ; données relatives à Tamatave, d'après P. VIETTE, 1963).

et de 34°,2 à Fort-Dauphin, les plus faibles valeurs absolues étant de 17°,0 à Diégo-Suarez et de 11°,3 à Fort Dauphin.

Les températures maximales relevées en haute forêt de l'Est sont de 34°,3 en février à Moramanga et de 33°,6 en novembre à Analamazaotra ; elles sont comparables à celles observées sur la côte. Par contre les températures minimales observées sont incroyablement basses : en juin, 1°,2 à Moramanga et 3°,2 à Analamazaotra. Il y a là un phénomène que l'on connaît déjà de la pluvisilva brésilienne, sous le nom de « friagems » (E. AUBERT DE LA RUE, 1954, p. 38) : il s'agit de brèves vagues de froid, qui ne semblent pas interdire de façon absolue l'établissement de Gastéracanthes côtières. Il n'en demeure pas moins vrai que ce climat de Périnet, dont la variation nycthémérale est d'ailleurs plus grande que sur la côte Est, limite la pénétration de *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* par rapport à celle de *G. versicolor*.

Source : MNHN, Paris

— *La lumière* : *Gasteracantha versicolor* se rencontre à l'orée des clairières dans des zones relativement ensoleillées, mais pas autant que celles où l'on trouve *Nephila madagascariensis* qui est une espèce de grande lumière dont l'aire est contiguë à celle de la Gastéracanthe.

Voici, par exemple, des mesures de luminosité prises au photomètre Lunasix au sein d'une population dense de femelles, par un jour ensoleillé, début mai, dans l'après-midi :

— Mesures horizontales = 2 000 à 5 000 lux.
— Mesures verticales sur le ciel bleu, avec parasoleil = 4 500 lux.
— Mesures verticales sur le disque solaire = 19 000 lux.

En forêt, les femelles adultes font leur toile dans les hautes ramures des arbres, dans les secteurs bien éclairés ; lorsque le temps est gris, les toiles sont à la cime des arbres, par beau temps, elles descendent dans les zones moyennes ; ce phénomène s'observe en particulier à Ambohimanga, forêt primaire du plateau où la densité de la strate arborescente, plus faible qu'à Périnet, permet l'observation en hauteur.

Contrairement aux femelles, la plupart des mâles et les jeunes nymphes de *G. versicolor* se trouvent au ras du sol, dans les zones d'ombre sous les feuilles. Il y a donc un changement de phototropisme au cours du développement des femelles et c'est une des raisons pour lesquelles les captures de très jeunes nymphes sont si rares sur le terrain. Par contre, les mâles deviennent lucicoles au moment de l'accouplement ; on les trouve alors à proximité des toiles des femelles, souvent en véritables essaims.

— *Rôle des essences botaniques* : Il semble bien que les Gastéracanthes soient indifférentes à la nature de la végétation sur laquelle elles tendent leur toile. Les *G. versicolor* utilisent aussi bien des plantes ligneuses que des plantes herbacées et elles sont si peu sensibles à la nature de l'essence végétale que, sur le plateau, elles s'installent en abondance dans des reboisements d'Eucalyptus qui constituent un milieu ingrat et presque azoïque.

B. *La toile*

a. CARACTÉRISTIQUES ET CONSTRUCTION. — *Gasteracantha versicolor* tisse une toile régulière classique conforme au type général défini par H. C. MAC COOK (1889, p. 123) chez une Gastéracanthe du Texas. Une figuration en est donnée par E. STRAND en 1908 d'après un dessin de KAUDERN fait le 4 mars 1907 à Andranolava : cette toile est tendue entre 2 fils parallèles du cadre primaire, distants de 50 cm. D'autres toiles de Gastéracanthes ont été décrites par J. H. COMSTOCK et W. J. GERTSCH (1948) ; H. M. PETERS (1953 *b*) a étudié en détail celle de *G. cancriformis*, espèce américaine.

Source : MNHN, Paris

— Les relations métriques observées dans les toiles de *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1968 *b*) sont conformes, même pour des constructions de première et deuxième nymphes, aux résultats observés par H. M. PETERS (1953 *a*) chez *Gasteracantha cancriformis* ; c'est ainsi que le nombre de rayons augmente statistiquement avec la taille de la toile, et qu'il augmente de stade en stade nymphal. De plus, même chez les toiles des quatre premières nymphes, on retrouve la loi du quotient segmentaire constant, établie par H. M. PETERS.

— La construction de la toile est classique. Nous nous bornerons à quelques remarques :

Pour dresser son cadre primaire, l'espèce *Gasteracantha cancriformis* (L.) utilise selon H. M. PETERS (1953 *b*, 1955) la méthode des « fils volants ». Un tel comportement n'a pas encore été observé chez *G. versicolor*.

Quant aux rayons, ils peuvent être posés de deux façons (M. EMERIT, 1969) : soit que l'Araignée se serve d'un rayon déjà posé et du cadre tenseur pour cheminer jusqu'au futur point d'attache du nouveau fil tissé, soit qu'au lieu de s'engager sur le cadre tenseur, elle en attire le fil à lui pour fixer un nouveau rayon et le faire se tendre automatiquement en laissant le fil du cadre revenir à sa position primitive. Cette deuxième technique s'accompagne d'une originalité dans la pose des fils de la spire captrice, déjà signalée par H. M. PETERS (1953 *b*, p. 288 ; 1953 *a*, p. 360 ; 1954) : à l'inverse des Epeires classiques qui vont à l'endroit précis où les fils de la spire captrice devront être posés, *Gasteracantha* reste constamment sur la spire primaire et étire son fil hors de ses filières avec l'une des pattes de sa quatrième paire ; cette même patte fixe le fil à distance sur les rayons ; ce comportement spécial est dû à l'étirement en largeur de l'opisthosoma, qui « gêne » certains mouvements de l'Araignée ; toutefois, on retrouve en élevage le type classique de l'Epeire pour le tissage des toiles horizontales, les pointes latérales restant alors toujours en dessous de la toile : il y a là une certaine plasticité de comportement dont il existe d'autres exemples : toile dicentrique, constituée par un double jeu de rayons, l'ensemble entouré par une spire unique (*G. versicolor*) ; toile voilée dont un rayon n'est pas fixé sur le cadre mais sur un support divergent par rapport au cadre, ce qui ne l'empêche pas de porter la spire (*G. sanguinolenta bigoti*, *G. versicolor*).

Les Gastéracanthes de H. M. PETERS mettaient 40 mn à construire leur toile. La femelle mûre de *G. versicolor* met en moyenne 30 mn à terminer sa spire primaire et 20 mn à poser sa spire captrice. Au moment où le dernier tour de la spire primaire est en place, l'Araignée casse d'un mouvement bref de ses deux premières paires de pattes le fil primaire dans une maille, les deux tronçons du fil coupé se rabattant contre les fils radiaires et s'y agglomérant sous forme de tous petits flocons. Il en résulte que la spire primaire qui se terminait sur le même rayon que la spire captrice,

Source : MNHN, Paris

part maintenant d'un rayon plus loin. Ce décalage est progressivement accentué jusqu'à la destruction totale de la spire primaire.

— Le moyeu ouvert : la toile achevée ressemble à celle d'une Epeire, (pl. 9, *A*) à cela près que *G. versicolor* coupe les rayons tout près de leur point de rassemblement, ce qui a pour effet de créer un vide au centre de la toile, ou moyeu ouvert, déjà signalé par H. C. MAC COOK (1889, p. 126) pour *Acrosoma*, retrouvé par H. M. PETERS (1953 *b*) sur *Gasteracantha cancriformis* et *Micrathena* (= *Acrosoma*).

En 1964 et 1966, B. J. KASTON reprend la classification des Araignées sur la base de l'évolution des toiles, établie pour la première fois par J. H. COMSTOCK en 1912. Il établit ainsi un arbre généalogique des types de construction. Pour lui, le « moyeu ouvert » correspond à une évolution très avancée au sein du groupe des *Araneidae* (dont, seules, les *Gasteracanthinae* sont concernées) et des *Tetragnathidae*, ces dernières différant des premières par un moins grand nombre de rayons.

H. WIEHLE (1967, p. 192), dans un travail publié après sa mort, remarque que l'on trouve des toiles à moyeu ouvert chez des Araignées à épigyne de type primitif. On le trouve chez les Haplogynes et ce qu'il nomme les « Semientélégynes » (genre *Meta*). Il ne pense donc pas qu'il y ait une évolution monophylétique des toiles. Il y a donc là une contradiction (si l'on admet toutefois que l'évolution de la toile se fait de façon rigoureusement parallèle à celle de l'appareil copulateur). Les jeunes nymphes de *G. versicolor* d'élevage ne font pas de moyeu ouvert. Comme il est vraisemblable que les toiles des nymphes successives constituent une récapitulation de la phylogenèse, cela confirmerait la thèse de B. J. KASTON, sans trancher pour autant la question du polyphylétisme des moyeux ouverts.

H. M. PETERS (1953 *b*, p. 290) a constaté que le moyeu ouvert avait un rôle fonctionnel chez *Micrathena* : cette disposition permet à cette Araignée de se suspendre au centre de sa toile par sa troisième paire de pattes, ce qui est valable aussi chez les Gastéracanthes. En outre, j'ai constaté que sa présence facilitait énormément la destruction rapide de la toile par secteurs successifs. Selon W. G. EBERHARD (1972), la destruction du moyeu après la construction de la toile, en particulier chez les Gastéracanthes, aurait pour but de diminuer les tensions des fils radiaires et constitue une adaptation à l'accroissement du pouvoir de rétention en proies de la toile. Enfin, selon R. E. MASCORD (1966 *a*), le moyeu ouvert servirait au passage du mâle juste avant l'appariement d'*Austracantha* (*Gasteracantha*) *minax*, d'Australie, ce qui ne semble pas être le cas chez *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1968 *a*).

— Les ornementations de la toile.

Dès 1863, A. VINSON observe que chez *Gasteracantha borbonica* (= *G. brevispina*), les fils du cadre portent une ligne de flocons de soie blanche. H. C. MAC COOK (1889), sur une autre Gastéracanthe, décrit en outre deux

Source : MNHN, Paris

lignes floconneuses sur toute la longueur de deux rayons. Toutes les *G. cancriformis* de H. M. PETERS portent une seule ligne de flocons, alignés sur l'un des rayons inférieurs.

Chez *G. versicolor*, il existe une variabilité bien plus grande des ornementations : outre les flocons du cadre, qui peuvent manquer, il existe en effet sur les rayons, soit des lignes de flocons isolés (pl. 9, *A* (S)), soit un véritable stabilimentum, bande continue épaissie. Le nombre de rayons ornés est variable : en général, il y en a deux opposés sur une verticale, ou un rayon inférieur seul, ou trois rayons inférieurs, ce qui rejoint les descriptions de J. H. COMSTOCK et W. J. GERTSCH (1948). Les flocons, ou la bande épaissie, ne dépassent jamais les deux ou trois derniers tours de spire captrice, contrairement au modèle de H. C. MAC COOK : ils sont posés par un petit mouvement de va et vient très rapide des P_4, transversalement au fil tendu.

Des constatations analogues peuvent être faites chez toutes les espèces malgaches du genre *Gasteracantha* (pl. 8, *A*, *B*) ainsi que chez les *Acrosomoides*.

Exceptionnel en élevage, le stabilimentum est rencontré couramment sur le terrain, même dans des toiles de jeunes nymphes. Peut-être est-ce un caractère de « toile ventilée ».

b. FACTEURS DE LA CONSTRUCTION. — La construction de la toile de *G. versicolor* est sous la dépendance de facteurs internes et externes.

L'état physiologique de l'animal joue un rôle important : les mâles mûrs et les Araignées sur le point de muer ne font pas de toile.

Les principaux facteurs externes sont : l'espace vital mis à la disposition de l'Araignée, la lumière, le degré hygrométrique et la température. Ils déterminent aussi l'orientation de la construction.

L'espace vital mis à la disposition de l'Araignée n'a pas besoin d'être considérable : une femelle adulte de *G. versicolor* a pu tisser dans une boîte de plastique cylindrique de 25 cm de diamètre sur 9 cm de haut une petite toile de 12 cm de diamètre, alors que la plus petite toile correspondante observée dans la nature a 15 cm de diamètre. Le nombre de tours de spire était normal (18 à 20). Dans une autre boîte cylindrique de 13 cm de diamètre seulement, il a même été possible d'obtenir une toile, normale par l'écartement des spires mais présentant une réduction du cadre et de la zone libre. Dans un élevage entrepris en 1967, une nymphe VI a construit une toile orbiculaire horizontale dans une boîte de Pétri de 9 cm de diamètre (pl. 8, *D*) : on remarque malgré une maille normale, un certain désordre dans l'agencement des rayons et surtout le fait que la zone libre manque complètement, la spire captrice allant jusqu'au moyeu ; il ne s'agit pas d'une spire primaire, en raison de la mise au repos de l'animal au centre de sa toile, et de l'aspect même de la spire (faible écartement des tours, gouttelettes adhésives). Si les Gastéracanthes font des toiles plus facilement dans

Source : MNHN, Paris

une boîte ronde ou sur un cadre, elles peuvent utiliser un espace vital considérable. A Périnet, il n'est pas rare de trouver en travers de chemins forestiers des fils tenseurs horizontaux du cadre qui atteignent 5 m de long.

Les facteurs lumière, degré hygrométrique, température sont difficiles à dissocier dans la nature. P. N. WITT et R. BAUM (1960, p. 311) ont constaté que les toiles d'*Araneus* sont construites le plus souvent au laboratoire au moment le plus froid du cycle diurne, c'est-à-dire juste avant 5 h du matin au moment de la commutation des lampes et des radiateurs. L. LE GUELTE a fait une observation analogue sur *Zygiella* (1966, p. 7). H. M. PETERS (1953 *b*, p. 288) signale que les toiles de *Gasteracantha cancriformis* sont construites au lever du jour. Il en est de même des Gastéracanthes malgaches : à Périnet par exemple, en novembre, des observations faites pendant trois jours consécutifs ont montré que les *G. versicolor* ont commencé leurs toiles à 10 h du matin le premier jour (temps couvert) et entre 6 et 7 h les autres jours ; un enregistrement thermohygrométrique montre que cette construction a débuté au moment de la chute diurne d'humidité de l'air, en corrélation avec une élévation de la température ; l'intensité lumineuse à l'horizontale atteignait alors 5 000 lux en clairière ([46]).

A Tananarive, les toiles sont faites quand le degré hygrométrique s'abaisse à 70 %, la lumière variant de 800 à 2 800 lux.

Divers facteurs du milieu orientent spatialement l'activité constructrice de la Gastéracanthe. Sur le terrain, les toiles sont très souvent verticales, sauf celles qui sont tendues en travers d'un fossé. En élevage dans des boîtes plates et horizontales, les animaux font des toiles horizontales. La nature du substrat a donc un rôle certain dans l'orientation du cadre primaire, surtout en espace limité. Dans la nature, le géotropisme a une action indiscutable mais il faut faire intervenir un autre facteur pour expliquer le fait qu'en lisière de forêt, toutes les toiles de Gastéracanthes sont orientées parallèlement à la clairière et qu'il n'en existe pas dans le sous-bois plus sombre, pas plus d'ailleurs qu'en plein soleil : ce facteur doit être la lumière, car la femelle de *Gasteracantha versicolor* présente un très net phototropisme positif : mise dans une boîte de Pétri dont le fond a été recouvert de noir de fumée pour enregistrer son activité, elle limite ses déplacements à la zone la plus éclairée (pl. 8, *F*). D'autres expériences (M. EMERIT, 1969) consistant à modifier l'orientation d'une enceinte transparente dans laquelle se trouve l'Araignée par rapport à un éclairement fixe montrent que la toile est toujours orientée perpendiculairement à cet éclairement même si l'animal, en espace trop restreint, ne peut construire une spire géométrique

---

(46)

Humidité relative critique correspondante	85 %	95 %	95 %
Minimum de température nocturne	15 °C	12 °C	14 °C
Température-seuil pour la toile	22 °C	14 °C	14 °C
Maximum de température diurne	28 °C	32 °C	31 °C

Source : MNHN, Paris

(pl. 8, *E*). Par suite d'une inversion de son phototropisme pour les forts éclairements, la Gastéracanthe, placée dans un optimum d'intensité lumineuse, se déplacerait perpendiculairement à la direction des rayons lumineux pour poser son fil de cadre primaire, l'autre direction étant donnée, soit par la pesanteur, soit par un substrat quelconque situé en contre-bas.

c. DESTRUCTION DE LA TOILE. — Loin de détruire régulièrement sa toile au crépuscule, *G. versicolor* y séjourne pendant la nuit, sauf s'il pleut, ce qui arrive d'ailleurs presque tous les soirs vers 17 h en saison humide. Quand il fait beau et également en saison sèche, l'animal n'en quitte pas le centre, capturant des proies dans l'obscurité. Elle a alors un comportement analogue à ces *Araneidae* nocturnes qui habitent dans son biotope mais ne font leurs toiles que le soir (R. LEGENDRE, 1966 *b*). Par temps pluvieux, les Gastéracanthes détruisent leur toile même de jour. Ce comportement spécial a été observé aussi chez d'autres *Araneidae* malgaches : *Araneus lividus* (= *Nephilengys*), *Nephila madagascariensis*, *Caerostris mitralis* (R. LEGENDRE, 1966 *b*), *Nephila madagascariensis* (B. CHAREZIEUX, 1967) ; on le rencontre aussi chez les *Linyphiidae* des reboisements d'Eucalyptus où vivent les *G. versicolor* du Plateau ([47]).

La démolition de l'ouvrage peut-être plus ou moins complète : la spire peut subsister, à l'exception d'un secteur compris entre deux rayons contigus ; puis deux secteurs opposés peuvent être détruits ou plusieurs secteurs côte à côte ; la toile peut enfin être réduite aux seuls rayons, voire au seul cadre, ou au seul fil tenseur primaire ; l'animal la quitte alors ; lorsque la toile est détruite complètement, elle passe par la succession de tous ces stades, mais il arrive très souvent que la destruction soit stoppée, l'animal restant immobile des heures durant au centre de sa toile incomplète :

G. versicolor.

Date : 22.XI.1963.
Lieu : km 35 route de Tamatave.
Heure : 15 h 45.
Luminosité du ciel nuageux : 800 lux.
— horizontale dans le sous-bois : 300 à 400 lux.
Degré hygrométrique : 100 %.

Toiles complètes à spire captrice normale	34
Toiles dont un ou plusieurs secteurs manquent	23
Toiles réduites aux fils radiaires	42
Total	99

Notons que la totalité des très jeunes stades observés (nymphes II et III) avaient une toile non détruite (7 toiles sur les 34 intactes). Lors de la reprise du beau temps, la Gastéracanthe ne « répare » pas sa toile comme le font les Néphiles, sinon on observerait des discontinuités d'enroulement du

(47) Chose curieuse, une destruction brutale de la toile au moment de la pluie est déjà signalée en 1797 par D. B. QUATREMERE DISJONVAL, mais cet auteur ne précise pas de quelle Araignée il s'agit (p. 68).

Source : MNHN, Paris

fil et les différences de couleurs de la soie, comme c'est le cas chez ces Araignées (observations de P. BONNET) (1930 *a*, p. 55). Si les conditions météorologiques restent défavorables, l'animal ne tarde pas à échelonner le long des rayons de sa toile défaite une ligne de flocons épais, allant jusqu'au cadre (comme dans la pl. 8, *A*). Trois facteurs physiques peuvent entraîner la destruction de la toile : la variation du degré hygrométrique de l'air, la surcharge et les variations de tension des fils de soie détrempés, le choc mécanique des gouttes d'eau sur l'Araignée.

Aux premières gouttes de pluie, l'animal, d'un mouvement alternatif de ses deux premières paires de pattes, tire sur un rayon et sur les fils de la spire qui y sont fixés, ceci après avoir détaché le rayon du centre de la toile ; ce faisant, il progresse vers la périphérie de la zone captrice en tissant un nouveau fil radiaire qui remplace celui qu'il est en train progressivement de détruire, et qu'il met en place avec sa dernière paire de pattes. Le triangle formé par l'ensemble des fils ramenés par l'animal est progressivement aggloméré en une boulette et dévoré au fur et à mesure. Quand l'Araignée a atteint le cadre de la toile, tout le secteur est résorbé ; elle n'a plus qu'à fixer au cadre le nouveau rayon filé et à revenir au centre. Elle supprime ensuite certains rayons. Ce comportement se rapproche de celui d'*Araneus diadematus*, au moment où elle détruit sa toile au crépuscule (G. MAYER, 1953, A. L. BREED, M. D. LEVINE, D. B. PEAKALL, P. N. WITT, 1964). Ces auteurs ont montré que cette destruction périodique correspondait à un besoin physiologique de l'Araignée qui ne se contente pas, pour reconstruire son ouvrage, de réutiliser la soie ingérée précédemment, mais produit un supplément de soie ; de ce fait, la nouvelle toile est plus grande que l'ancienne.

Un tableau résume les différences de comportement entre les Néphiles et les Gastéracanthes, face à la pluie :

	Nephila madagascariensis	*Gasteracantha versicolor*
Destruction	Irrégulière, par larges plages	Régulière, par secteurs successifs
Posture de l'animal	Reste accrochée par sa dernière paire de pattes au centre de la toile, le reste pendant au fil du vent	Accrochée par toutes ses pattes au centre de la toile, se débarrasse des gouttes d'eau en les faisant glisser le long de ses épines latérales à l'aide d'un mouvement d'une p_4, ramenée sur le dos de l'opisthosoma

La destruction par étapes des toiles par les Gastéracanthes montre que les trois stades de la construction ne constituent pas ici un acte irréversible, ce qui vient à l'appui de la position de L. LE GUELTE (1964) face à M. KOENIG (1951). La suppression de l'aire captrice se fait en effet suivant un mouvement rayonnant qui suit le mouvement circulaire de la pose des spires.

Source : MNHN, Paris

C. *La mue*

L'exuviation des Gastéracanthes est du type classique des *Araneidae*, mais l'existence d'épines latérales opisthosomiennes fortement chitinisées pose des problèmes mécaniques particuliers.

a. EXUVIATION DE LA LARVE. — La larve mue pour donner une première nymphe. Chez les Gastéracanthes, c'est la première exuviation que l'on peut observer après l'éclosion de l'œuf ; en développement absolu, c'est la seconde, puisqu'il existe une exuviation intrachorionale séparant la prélarve de la larve. Elle a été observée pour la première fois en 1963 (M. EMERIT, 1969).

Au cours d'un premier temps, qui débute à la tombée du jour et dure au moins 15 mn, on observe de petites contractions du dos du prosoma rendues possibles par la mollesse du tégument ; elles se traduisent par la formation de fossettes juste en arrière des ébauches oculaires et à la base du pédicule. Les séries de 10 à 20 contractions de 1/2 s environ, sont séparées par des périodes de repos de 30 à 45 s ; l'animal qui, auparavant, se déplaçait, est maintenant, pattes étendues, dans une immobilité absolue ; toutefois, au moment des contractions, les pattes s'agitent.

Au cours d'un deuxième temps, les contractions prosomiennes alternent avec des contractions de l'opisthosoma et des mouvements d'extension rythmés des pattes ; toutes ces opérations ont pour objet de provoquer le décollement de la vieille cuticule qui est nettement visible sur le dos du prosoma, suivant un pli en Y. Ce deuxième temps, très bref (il ne dure que quelques secondes), n'est qu'un passage à l'exuviation proprement dite.

Au cours d'un troisième temps, l'opisthosoma en se cambrant tire sur le prosoma et en décolle l'exuvie dorsale qui se détache du sternum et des chélicères selon une ligne marginale. Du fait des contractions antéro-postérieures de l'opisthosoma, la dépouille de celui-ci glisse progressivement et vient s'amasser en arrière des filières. Au cours de ce glissement de l'exuvie opisthosomienne, la languette molle constituée par le dos du prosoma glisse également jusqu'en position péricardique. L'exuvie opisthosomienne se fend à son tour latéralement, les filières s'écartent de leur ancien tégument. A ce stade, les pattes ne sont pas dégagées, et n'interviennent donc pas encore mécaniquement dans l'exuviation. Au moment où toute l'exuvie opisthosomienne dorsale, libérée entièrement, se réduit à une masse compacte en arrière des filières, les pattes ne sont sorties que du huitième de leur longueur, et le sternum est à peine décollé. Il y a donc là, dans ce cas particulier, une différence avec le type général de la mue observée par P. BONNET (1930 *b*, p. 188), où les pattes jouent le rôle principal dans l'exuviation opisthosomienne : le rôle dynamique de l'opisthosoma de la nouvelle nymphe est rendu possible par l'extrême ampleur de ses contractions et la mollesse des téguments.

Source : MNHN, Paris

Dès qu'il est dégagé, l'opisthosoma, auparavant sphérique, prend une allure oblongue ; sans attendre la fin de l'exuviation, les nouvelles filières antérieures sécrètent immédiatement un fil, après quelques trémoussements préliminaires qui ont pour objet de le fixer à la dépouille ; les pattes se dégagent enfin, par des mouvements saccadés classiques (fréquence observée : 2 s 7/10) ; enfin au cours d'un temps de repos plus ou moins long la jeune nymphe, de trois quarts sur le dos, pattes repliées, est dans un état d'immobilité absolue ; l'exuvie se flétrit par la suite et sa couleur rosée est caractéristique.

Ainsi, l'exuviation de la larve se distingue de celle des nymphes par le comportement différent de la calotte prosomienne, et elle se distingue du type général de l'exuviation par le rôle actif joué par l'opisthosoma.

— Modalités de l'exuviation larvaire.

La plupart des exuviations des larves d'une même ponte s'échelonnent sur quelques heures à peine. Si la larve n'a pu se dégager du chorion, elle mue quand même, ce qui est facilité par le rôle actif joué par l'opisthosoma. Enfin, dans toutes les pontes, outre un certain pourcentage d'œufs non développés, on observe des larves qui ne muent pas, ou qui muent en retard.

La nature du substrat n'exerce aucune influence sur l'exuviation qui se déroule normalement, même après élimination de la bourre du cocon (M. EMERIT, 1969). Elle se produit en moyenne trois jours après l'éclosion.

La larve est jaunâtre, absolument dépigmentée. Un jour avant l'exuviation, les nouveaux poils et trichobothries, colorés et couchés sous la cuticule, se devinent déjà. Ce n'est qu'un jour après l'exuviation que le dorsum prosomien, le sternum, les chélicères, l'anneau des filières se pigmentent en bleu ; puis c'est le tour des pattes, et, bien plus tard, du reste de l'opisthosoma ; au bout d'une semaine, le pigment bleu vire au brun noir ; la partie dorsale de l'opisthosoma voit progressivement apparaître sa décoration typique du stade I nymphal : noir avec une tache jaune en forme de croix. L'essaimage survient alors, sans qu'une nouvelle mue n'intervienne.

b. EXUVIATION DE LA NYMPHE. — La seule originalité de cette exuviation par rapport au type général des *Araneidae* est le dégagement des épines opisthosomiennes.

L'Araignée est initialement suspendue par un fil issu de ses filières, en position complètement horizontale, le dos vers le sol. Dans un premier temps, le bouclier dorsal prosomien se rabat vers l'avant en pivotant autour d'une charnière frontale formée par la base antérieure des chélicères ; il s'est détaché suivant une ligne qui longe la base des hanches des pattes et reste en permanence attaché au bord frontal des chélicères, qui demeurent solidaires des lames maxillaires ; il est à noter que chez les femelles d'élevage de *Gasteracantha versicolor* les trois premières mues nymphales se font avec basculement de la calotte dorsale prosomienne vers l'arrière (M. EMERIT,

Source : MNHN, Paris

1969, pl. 43, *E*), celle-ci restant attachée à l'exuvie opisthosomienne par le pédicule et se décollant entièrement par son bord frontal ; les mues suivantes se font avec basculement de cette calotte vers l'avant, le bord frontal formant pivot. P. BONNET (1929, p. 523) a déjà constaté l'existence de ce phénomène chez les Néphiles, et a montré aussi qu'il était uniquement dû à des variations dans la résistance mécanique des jointures chitineuses du prosoma. Dans la nature, il arrive fréquemment que la calotte prosomienne se détache entièrement lors de ces premières exuviations. Chez tous les mâles observés, tant en élevage que dans la nature, toutes les exuviations de la vie nymphale se font avec basculement de la calotte prosomienne vers l'arrière.

Dans un deuxième temps, l'animal commence à dégager ses pattes par petites secousses, et son opisthosoma se fend suivant deux lignes latérales jusqu'aux filières, puis des filières aux épines médianes, lesquelles restent intactes. Les nouvelles filières s'écartent de leur dépouille en sécrétant un fil. Simultanément, les pattes s'extirpent de leur fourreau sur le quart de leur longueur environ. Sous l'effet de son propre poids, l'opisthosoma descend et se dégage de son ancien tégument. Les deux épines médianes pivotent vers le haut et tendent à devenir parallèles ; ainsi, les nouvelles épines, qui sont toutes molles, peuvent-elles se déchausser facilement de leur enveloppe ; une fois libérées, elles reprennent leur divergence d'origine.

La dynamique de l'exuviation est conditionnée par la présence ou l'absence de zones sclérotisées dans la chitine opisthosomienne ; sont sclérotisés : les épines, les sigilles servant d'insertion aux muscles, l'anneau des filières, l'épigyne, la base aréolée de tous les poils, le bord de la fente génitale, et le tubercule génital.

La ligne d'exuviation découpe un volet comprenant épigyne, plaques pulmonaires, filières et épines postérieures, puis cette ligne remonte en oblique jusqu'aux épines médianes et antérieures qui ne se fendent pas, mais se démoulent en bloc en se rapprochant l'une de l'autre. Notons que certains animaux restent anormaux, leurs nouvelles épines molles ne reprenant pas leur orientation d'origine ; elles durcissent très rapidement en restant recourbées : on arrive à des formes extrêmes « en guidon de bicyclette ».

L'exuvie opisthosomienne se plisse et sèche par la suite, rapprochant l'une de l'autre la base des épines antérieures et médianes, qui gardent leur forme, et semblent diverger l'une de l'autre suivant un angle aigu (M. EMERIT, 1969, pl. 44). L'animal, complètement horizontal, n'a plus qu'à sortir le reste de ses pattes par petites secousses. Comme il cesse d'allonger le fil qui relie l'exuvie aux nouvelles filières, il tend à pivoter autour de celles-ci, pivotement qui se fait instantanément dès le dégagement complet et simultané des quatre paires de pattes ; la position du corps est enfin verticale avec les appendices étendus horizontalement, et parallèles entre eux.

Source : MNHN, Paris

La libération complète des pattes a duré 15 mn environ ; l'animal reste immobile 10 mn, puis il exécute des mouvements d'assouplissement, et remonte vers son exuvie ; après la mue, aucune des Gastéracanthes observées n'a dévoré sa dépouille, même s'il s'agit d'individus qui sont restés longtemps en présence de celle-ci en élevage ; par contre, elle est souvent hissée vers le haut et assujettie par de nombreux fils à un support. On trouve très rarement des exuvies libres au fond du récipient. Il y a là peut-être un comportement particulier aux Araignées élevées dans des tubes, car P. BONNET signale que chez les Epeires diadème et les Néphiles (1930 *b*, p. 205), l'animal décroche systématiquement son exuvie et la laisse tomber. Il est curieux de constater par ailleurs que ce recouvrement par un réseau de fils est la règle générale chez les Araignées muant dans des terriers (*Agelena labyrinthica* ; *Salticidae*) (P. BONNET, 1930 *b*, p. 204).

Une alimentation abondante, une température ambiante élevée, un fort degré hygrométrique raccourcissent les intervalles d'intermue. J'ai montré en 1965 qu'il existait aussi chez *Gasteracantha versicolor* un « effet de choc » causé par la capture des animaux, effet se traduisant par une augmentation brusque du nombre d'exuviations dans les premiers jours suivant la capture.

D. *Défense contre les prédateurs*

Les Gastéracanthes sont des animaux voyants, ce qui explique leur abondance dans les collections. On peut se demander quels sont leurs moyens de défense contre les prédateurs.

La cuirasse chitineuse et les épines abdominales ne semblent pas toujours apporter une protection mécanique efficace à l'égard des oiseaux, ou même d'autres Araignées (cas d'une *G. versicolor* capturée par une Arachnure) (M. EMERIT, 1969).

Des Hyménoptères *Sphegidae* chasseurs d'Araignées capturent des Gastéracanthes : H. W. BATES (1863) en a trouvé dans le nid d'un *Sceliphron* (= *Pelopaeus*). H. M. PETERS (1953 *b*, 1955) a récolté de nombreuses *Gasteracantha cancriformis* (L.) dans les chambres de ponte de *Sceliphron fistularium* Dalb. à San Salvador.

C'est également le cas de E. BORDAGE, qui a trouvé des *Thelacantha brevispina* (= *Gasteracantha borbonica*) dans des nids de *Sceliphron violaceum* L. et de *Sc. hemipterum* à la Réunion (1912, p. 39 et 41).

A quoi servent alors ces épines, qui semblent plutôt gêner l'Araignée, notamment lors de la confection de sa toile ? (H. M. PETERS 1953 *b*). Si elles n'empêchent pas l'animal d'être capturé, elles doivent jouer un rôle de « dissuasion ». Cela expliquerait la sélection hypertélique de certaines espèces. Beaucoup plus efficace serait le comportement de défense des Gastéracanthes qui, nous l'avons vu, se tiennent normalement au repos

Source : MNHN, Paris

au centre de leur toile, comme le souligne par ailleurs H. M. PETERS (1953 *b*, p. 289).

Toutefois, cet auteur dit à tort, qu'inquiétées, les Gastéracanthes ne se laissent jamais tomber, se plaquant contre la toile. Chez *G. versicolor* cela n'est vrai que pour les stades âgés et les femelles mûres. Les mâles et les nymphes femelles, jusqu'à la troisième incluse, se laissent toujours tomber dès qu'on touche à leur toile (c'est un mode de capture pratique : il suffit alors de les recueillir dans un cornet de papier). Il y a donc là un changement de comportement qui semble en relation avec le dimorphisme sexuel : alors que les femelles, à partir de la quatrième nymphe, représentent un cas d'adaptation défensive par colorations vexillaires et ornements de type « matamore » (épines), les mâles et jeunes sont homotypiques avec des pelotes alimentaires. Tombés au sol, ils sont indiscernables de l'environnement. D'après E. G. PECKHAM (1889), ce sont les différences de vie que mènent les deux sexes qui ont induit par sélection naturelle l'apparition d'un dimorphisme ornemental.

Un autre comportement de défense, lié au premier, est l'immobilisation reflexe ou thanatose. Cette simulation réflexe de la mort est déclenchée par la chute de l'animal. Les femelles mûres ne se comportent pas en cela différemment des mâles ou des jeunes nymphes ; elles retardent seulement leur chute, ne l'effectuant qu'après la destruction partielle de la toile et une tentative de fuite par un fil du cadre primaire. Si l'on maintient l'animal en l'air en saisissant une de ses épines latérales entre le pouce et l'index, on peut lui donner toutes sortes de positions, y compris un retournement sur le dos, sans modifier son activité (mouvements des pattes). Il suffit de lui communiquer un léger choc en frappant la main contre une table pour déclencher à volonté le réflexe d'immobilisation. La posture est caractéristique : l'Araignée, complètement immobile, a ses pattes rabattues contre le corps ; les doigts mobiles des chélicères, repliés contre les marges, ne réagissent pas à une excitation de la région buccale. La reprise d'activité, qui débute par une sécrétion salivaire, est instantanée si l'on excite la région de l'épigyne, les filières, ou que l'on glisse une brindille sous les pattes repliées, ceci même si l'animal est sur le dos ; souvent, un simple souffle d'air suffit. Toute excitation de la région dorsale du corps ou des pattes est inefficace, de même que des attouchements des soies des trichobothries.

Si l'animal est soigneusement isolé des vibrations externes, et qu'on s'arrange pour le soustraire pratiquement à tout contact mécanique, la durée de l'immobilisation est très longue : jusqu'à 88 mn pour une *G. versicolor*, ce qui est absolument exceptionnel, si l'on songe que les Araignées étudiées par E. RABAUD (1919) ne s'immobilisent que de 2 à 10 mn (*Thomisus onustus*). Les temps rivalisent alors avec ceux observés chez certains Insectes Coléoptères (*Scarites*, *Chrysomela*) mais sont encore bien inférieurs à ceux des Phasmides ou des Ténébrionides. Sur le terrain l'immobilisation de l'animal n'excède pas 1 à 2 mn.

Source : MNHN, Paris

E. RABAUD distingue l'immobilisation réflexe de « l'état d'immobilité » d'animaux comme des *Thomisus* qui restent sans bouger des jours entiers mais se réveillent à la moindre vibration (approche d'une proie). Les Gastéracanthes peuvent garder cet état pendant des semaines, ce qui leur permet de survivre jusqu'à un mois en l'absence de toute nourriture, la déperdition d'énergie étant alors très faible.

E. *La capture des proies*

Les Gastéracanthes capturent des proies diverses, ne craignant pas de s'attaquer à des Hyménoptères (par exemple, trois nymphes V de *G. versicolor* récoltées au même endroit, ayant capturé chacune une abeille de leur taille). Si une proie se prend dans la toile, *G. versicolor* la capture, et l'emmaillote sur place si elle est repue. Ultérieurement, les proies emmaillotées sont toujours entraînées hors de la toile. Il y a là sinon une retraite, mais une ébauche de ce que L. LE GUELTE a nommé « comportement de retraite » (1966, p. 60-67), juste une ébauche, car la position normale de repos est au moyeu comme le souligne par ailleurs H. M. PETERS (1953 *b*, p. 289). Il est difficile pour cette raison d'apprécier le nombre des proies capturées. Celui-ci doit néanmoins être considérable en forêt primaire, et en saison humide. En saison sèche, les Gastéracanthes peuvent très bien supporter une inanition prolongée. En octobre par exemple, à Tananarive, on n'observe qu'une moyenne de 8 jours de pluie (la plus faible moyenne est de six en septembre, la plus forte, de vingt et un en janvier). Le degré hygrométrique moyen, exprimé en pourcentage de saturation, est alors le plus faible de l'année, 87 % à 6 h 30 locale, 48 % à 13 h 30 locale ([48]).

Au cours de ce mois, des Gastéracanthes (stades nymphaux V, VI et femelles mûres) maintenues dans des piluliers en l'absence totale de nourriture et d'eau, étaient encore vivantes au bout de 19 jours, après avoir perdu plus de 40 % de leur poids initial (tableau 1, p. 143).

F. *Les inquilins*

Comme beaucoup d'*Araneidae* tropicales, les Gastéracanthes ont sur leurs toiles des *Argyrodinae* inquilines dont la répartition géographique et spécifique est donnée par un tableau pour *Gasteracantha versicolor*.

Il est fort probable qu'à l'image d'autres *Theridiidae* commensales, comme les *Argyrodes* vivant sur les toiles de Néphiles, ces inquilins de Gastéracanthes ne présentent pas de spécificité stricte à l'égard de leur hôte (tableau 2, p. 143).

---

(48) Données extraites de J. RAVET (1953, p. 318).

Source : MNHN, Paris

TABLEAU 1

Déperdition de poids de neuf femelles non pondeuses de *G. versicolor* récoltées le 29.X.1964 à l'Angavokely (km 35 route de Tananarive à Tamatave) et ayant subi un jeûne total de 19 jours

Poids initial (mg)	Déperdition en % du poids initial	Observations
—	—	—
58	45	
32	47	
32	27	
68	49	femelle mûre
57	47	
112	38	femelle mûre
63	41	
41	39	
42	48	

Moyenne : 42,3

TABLEAU 2

Argyrodinae inquilines de *G. versicolor*

Date de récolte	Récolteur	Lieu de récolte
—	—	—
21.X.62	M. EMERIT	Angavokely (reboisements d'Eucalyptus)
31.I.64	—	—
28.XII.64	—	—
14.II.65	—	—
22.V.65	—	—
1.VII.63	—	Ambohimanga
15.XII.63	—	Ambohitantely
25.III.63	—	Forêt d'Analamazaotra
	—	—
	—	—
	—	—
27.XI.63	—	—
29.II.64	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
	—	—
25.III.63	—	Chute de la Mort : (route de Moramanga à Anosibe)
10.IV.65	M. PELLETIER	Canyon de l'Isalo

G. *Biologie sexuelle*

a. APPARITION DES MALES ET DES FEMELLES MURS. — La même ponte de *Gasteracantha versicolor* peut donner des femelles et des mâles (M. EMERIT, 1968 *b*) ; ces derniers sont capturés en plus grand nombre au début et à la fin de la saison humide comme l'indique le tableau suivant :

Source : MNHN, Paris

Nombre de mâles, de femelles mûres et femelles immatures (de la 3e à la 6e nymphe) de *G. versicolor* récoltés sur le plateau et dans la haute forêt de l'Est de Madagascar de 1961 à 1967 :

	Janv.	Fév.	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Femelles mûres ...	38	57	41	25	138	30	58	14	2	45	116	55
Femelles immatures et jeunes stades....	141	108	60	44	245	137	41	8	1	65	22	13
Mâles sub-matures et mûrs.....	69	94	32	10	115	31	9	0	0	8	0	9

Les mâles formant, au moment où on les trouve en abondance, de véritables essaims, il est impossible de savoir s'il y a eu modification saisonnière de la sex-ratio, ou simplement un changement de comportement éthologique facilitant la capture.

b. L'ACCOUPLEMENT. — Jusqu'en 1966, nous n'avions, pour juger du comportement sexuel des Gastéracanthes (*s. l.*) qu'une observation de TH. H. MONTGOMERY, faite en 1903 et portant sur un genre américain, *Micrathena* (*Epeira*) *gracilis* (Walck.), 1866 ([49]).

En 1966, R. E. MASCORD (*a*) étudie le comportement sexuel d'une Gastéracanthe australienne : *Austracantha* (*Gasteracantha*) *minax* Thorell, 1859 (*Isoxyina*), mais n'en donne aucune figuration.

C'est en 1966 également que l'accouplement d'un représentant des *Gasteracanthina* est observé et photographié pour la première fois ; il s'agit de *Gasteracantha versicolor* (M. EMERIT, 1968 *a*).

Les seuls autres dessins de Gastéracanthes appariées représentent un couple d'*Actinacantha* (*Gasteracantha*) *theisi* (Guérin, 1838), trouvé dans les collections en alcool par F. CHRYSANTHUS (1959, p. 204), et la Micrathène figurée par TH. H. MONTGOMERY.

L'appariement peut durer très longtemps chez *Gasteracantha versicolor* (jusqu'à 4 h 25 : M. EMERIT, 1968 *a*). Il est précédé par des manœuvres au cours desquelles les mâles tentent d'approcher la femelle mûre, même si celle-ci est déjà appariée avec un autre mâle. Le prétendant s'approche à plusieurs reprises de la femelle immobile, sans l'aborder sous un angle précis, et après avoir effectué une danse nuptiale consistant en des moulinets alternatifs des P_2. A chaque approche, il procède à des attouchements de la femelle à l'aide de ses P_1, attouchements constituant une « mise en condition », et il pose un fil qui lui servira à réaliser son approche définitive.

La femelle, à un moment donné, cesse d'être immobile et s'avance vers

(49) Reprise sans modification par U. GERHARDT (1921, p. 141).

Source : MNHN, Paris

l'un des mâles en position d'approche en s'engageant sur le pont de soie qu'il a tissé. Elle se cambre légèrement vers son partenaire qui se glisse dessous, tête-bêche, avec la rapidité de l'éclair, insère son bulbe dans la fente génitale et se rabat à la perpendiculaire sur la face antérieure du tubercule ventral que l'animal porte entre l'épigyne et les filières (ou tubercule génital). Ce tubercule constitue en véritable organe de coaptation car le mâle s'y agrippe par ses deux premières paires de pattes, les deux dernières servant à tendre deux fils de rappel qui, partant des filières, le rattachent à la toile de la femelle (pl. 11).

Ainsi, chez *Gasteracantha*, et contrairement, semble-t-il à ce qui se passe chez *Austracantha minax*, les deux partenaires sont orientés dans le même plan sagittal. La copulation est remarquable par sa longueur.

En 1968, 1969 et 1971, j'ai émis l'hypothèse que le tubercule génital des Gastéracanthes, organe de coaptation, était en relation avec le grand dimorphisme sexuel. En effet, chez les genres *Gasteracantha*, *Thelacantha*, *Madacantha*, *Acrosomoides*, on note à la fois l'existence d'un tubercule génital bien développé et d'un mâle nain. Par contre, là où le tubercule génital est rudimentaire, comme chez *Augusta*, ou nul, comme chez les *Isoxya*, le dimorphisme sexuel est plus faible. Chez *Gastroxya krausi* Benoit, où le rapport de longueur opisthosomienne entre le mâle et la femelle est de 1/3, il n'y a pas non plus de tubercule génital (P. L. G. BENOIT, 1962 *a*, p. 12).

Toutefois cette règle souffre des exceptions : chez les *Micrathena*, où le dimorphisme sexuel est encore plus grand que chez les *Gasteracantha* (E. SIMON 1895, p. 857) il n'y a pas de tubercule génital, mais alors l'anneau chitineux qui sert de cadre aux filières joue ce rôle, en raison de sa forme longuement tubuleuse : c'est à cet anneau que s'agrippe le mâle lors de l'appariement (TH. H. MONTGOMERY 1903). Il existe par ailleurs de nombreuses Aranéides où l'existence d'un fort dimorphisme sexuel n'entraîne pas l'apparition d'un tubercule génital, le mâle se maintenant en position par d'autres procédés.

Trois types d'appariement semblent donc exister chez les *Araneidae Gasteracanthinae* et *Micratheninae* :

— le type primitif, encore hypothétique, des *Isoxyina*, où le mâle, déjeté sur le côté, s'agripperait par ses pattes en divers points de la face ventrale de la femelle, notamment à l'anneau chitineux des filières.

— le type dissymétrique des *Micrathena*, où cet anneau, modifié en tubercule tubuleux, joue le rôle principal dans la fixation du mâle, qui se trouve déjeté sur le côté en raison de la position reculée de la vulve.

— Le type symétrique des *Gasteracantha*, où le mâle se cramponne par ses deux premières paires de pattes à un « tubercule génital » néoformé, les P_3 et P_4 tendant des fils de rappel.

Source : MNHN, Paris

H. *La ponte*

a. LE COCON. — C'est chez *Gasteracantha versicolor* que le mécanisme de ponte d'un représentant des *Gasteracanthinae* a été observé pour la première fois (M. EMERIT, 1969, sur étude en 1965). Depuis les observations de R. E. MASCORD (1966 *a*), il est possible de le comparer avec celui d'un représentant des *Isoxyina* (*Austracantha minax*).

On ne sait par ailleurs que peu de choses sur les cocons des Gastéracanthes, en raison de leur aspect discret dans la nature. Seuls actuellement, ceux des espèces de Madagascar et des Mascareignes sont bien connus (A. VINSON, 1863 ; M. EMERIT, 1969). Celui de *G. versicolor* a été obtenu en laboratoire et retrouvé sur le terrain (M. EMERIT, 1969) (pl. 11) : il a la forme d'un disque ovale aplati, constitué de quatre parties : une sole basale de soie blanche, de forme ovale, adhérente au substrat par toute sa surface ; une masse, ayant la forme d'une galette ovale aplatie, composée de 100 à 300 œufs ellipsoïdaux ; une bourre floconneuse de soie blanche, susjacente à la masse ovigère ; un opercule ovale de soie verte enfin, peu convexe, susjacent à la bourre et fixé au substrat par sa périphérie (axes moyens de l'ellipse : 2 cm ; 1,5 cm).

Un examen de l'opercule montre qu'il s'agit en réalité d'une formation hétérogène, constituée d'une couche interne de soie vert pomme, de faible section, et d'une couche superficielle vert foncé chez *Gasteracantha*, vert jaune chez *Isoxya*. Cette dernière couche est constituée par des boucles de soie plus épaisse. Ces boucles ont une structure rubanée et torsadée et sont constituées par 4 à 6 fils jumelés, chacun d'entre eux n'ayant pas un calibre supérieur à celui des fils de la bourre blanche ou de la couche interne de l'opercule. La structure jumelée est sans doute produite par l'action combinée du cardage de la soie, et d'un changement de nature des sécrétions qui provoque la soudure des fils entre eux.

Le nombre d'œufs de *G. versicolor* est très variable, allant de la centaine à plus de 300, avec une moyenne (évaluée sur 25 pontes) de 180 œufs, ce qui correspond aux normes moyennes définies par P. BONNET (1927, p. 36) pour les Aranéides, bien que nous soyons loin des 1 000 œufs de certaines Epeires. Cette variabilité, distribuée normalement (fig. 54), est probablement due à des différences dans l'état de nutrition des animaux, bien qu'il semble n'y avoir aucune corrélation entre la saison et l'abondance de la ponte. Un autre facteur peut être invoqué (P. BONNET, 1927) : le rang de la ponte, parmi toutes celles que l'animal fait dans sa vie. Plus ce rang est élevé, plus le nombre d'œufs décroît. A l'image de nombreuses autres espèces d'Aranéides, *G. versicolor* peut produire à la suite d'un unique accouplement au moins deux pontes, séparées par un mois de repos (M. EMERIT, 1968, *b*).

Source : MNHN, Paris

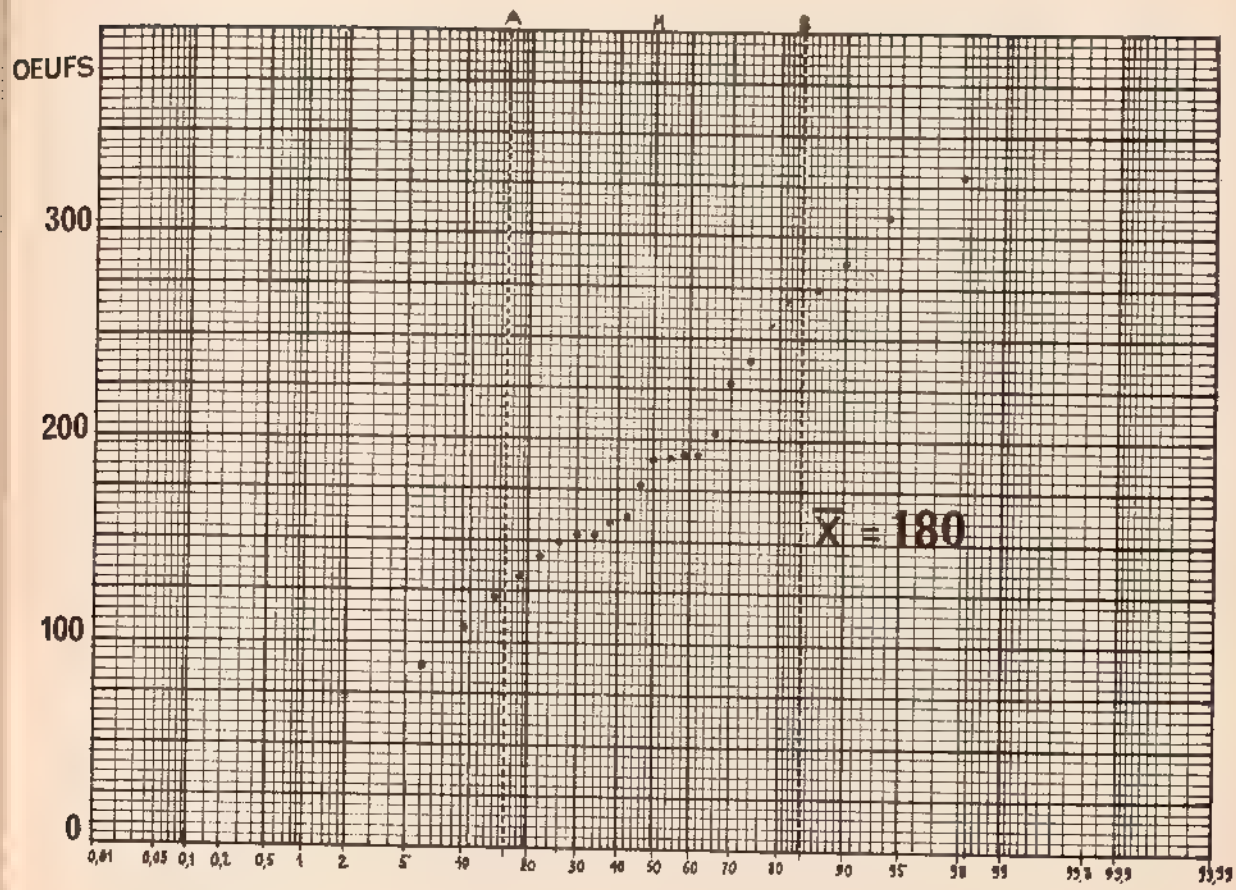


Fig. 54, nombre d'œufs de 25 pontes de *Gasteracantha versicolor formosa* (papier de probabilité à ordonnées arithmétiques : données en disposition linéaire).

Le mécanisme de ponte de *Gasteracantha versicolor*, observé en laboratoire, peut se décomposer en quatre temps : confection d'une sole de soie ; dépôt des œufs ; tissage de la bourre blanche du cocon ; tissage de l'opercule vert.

1er temps : l'Araignée fait subir à son opisthosoma un mouvement alternatif de va-et-vient vertical qui a pour effet de déposer une série d'anses de fil de soie blanche contre le support. A chaque contact avec le support, l'anse est fixée à celui-ci par un point adhésif. De plus, de temps à autre, l'animal, plaquant ses filières en les trémoussant, consolide son travail par le dépôt d'une pelote adhésive plus importante, formée de plusieurs fils parallèles sécrétés par les seules filières antérieures. Chaque fois que l'opis-

Source : MNHN, Paris

thosoma s'écarte du substrat, les fils sont tendus alternativement par les deux tarses de P_4. Petit à petit, se matérialise un disque de soie que l'animal confectionne en tournant très lentement sur lui-même et en s'y agrippant avec ses trois premières paires de pattes.

2e temps : sans marquer la moindre pause, l'Araignée dépose ses œufs en quelques secondes. Elle les plaque contre la bourre de soie avec son opisthosoma, les palpe avec la face dorsale des pédipalpes (petit titillement caractéristique), puis aplatit la masse ovigère fluide en reculant son abdomen dans un plan sagittal tout en agissant vers ses pédipalpes. Ce faisant, elle ramène périphériquement au-dessus de la masse des œufs des boucles de soie.

Cet aplatissement de la ponte a été observé par P. BONNET (1930 *a*, p. 72) chez *Nephila madagascariensis* (*Araneidae*) et par A. HOLM (1941, p. 65) chez *Segestria senoculata* L. (*Dysderidae*).

Dans le cas de trois pontes observées (M. EMERIT, 1969) le dépôt et l'étalement des œufs se fait en une seule opération, très brève (durée 5″) ; dans un quatrième cas, l'étalement est plus long, consistant en une série de plaquages successifs des œufs avec l'opisthosoma, suivis d'étirement de la ponte (durée totale 10′).

Dans tous les cas, la masse ovigère est apparue subitement, sous forme d'une grosse boule transparente, gelée liquide très fragile à laquelle la compression des chorions donne un aspect alvéolaire. Il est remarquable qu'au cours de tous ses va-et-vient, l'Araignée ne la détériore pas, ce qui est dû à la plasticité temporaire des œufs, déjà signalée par A. HOLM (1941, p. 10).

3e temps : l'animal recouvre ses œufs d'anses de soie blanche, assujetties par des pelotes adhésives, mais cette fois, à chaque alternance de l'opisthosoma, les deux tarses des P_4, ramenés ensemble vers le cocon, participent en même temps au dépôt de la soie. Ce recouvrement est superficiel ; on peut extraire par la suite la totalité de la soie du cocon sans disloquer la masse ovigère. De temps à autre, la pondeuse palpe d'un mouvement alternatif le dessus de la masse des œufs avec la face supérieure de ses pédipalpes.

La soie devient jaune, mais elle est toujours produite par les filières antérieures et médianes. Les boucles formées, bien séparées les unes des autres, sont beaucoup plus torsadées qu'avant, ce qui donne à la surface du cocon un aspect crépu.

4e temps : l'animal confectionne maintenant l'opercule du cocon, qui est une formation ovoïde aplatie nettement individualisée du reste, puisqu'il est possible de l'extraire, sans la disloquer, et sans entraîner la bourre sous-jacente ; en effet, cet opercule, constitué par un feutrage d'anses de soie verte, n'adhère que faiblement à la bourre ; par contre, il est solidement fixé au substrat par sa circonférence.

Source : MNHN, Paris

Le passage du 3e au 4e temps a été insensible, la soie virant progressivement au jaune puis au vert pomme sans changer de calibre.

Comparaison avec d'autres Araneidae : Il est intéressant de comparer la construction du cocon chez *Gasteracantha versicolor* avec les types classiques décrits chez *Argiope bruennichi*, *Araneus quadratus* et *Nephila madagascariensis*. Un tableau, en fin de paragraphe, résume les corrélations qui existent entre ces quatre types de ponte et montre qu'il existe un plan général commun dans la construction des cocons chez les *Araneidae*, ceci malgré le polymorphisme des pontes.

Gasteracantha versicolor et *Nephila madagascariensis* présentent par rapport aux deux autres espèces un type de ponte simplifié, en ce qui concerne le substrat des œufs. L'originalité des Gastéracanthes réside dans l'importance relative de la formation operculaire, conséquence de l'aplatissement de la ponte.

b. DÉTERMINISME DE LA PONTE. — Les seuls cocons de *Gasteracantha versicolor* récoltés sur le terrain viennent des reboisements d'Eucalyptus de l'Angavokely (pl. 11). Ils contenaient des premières nymphes pigmentées, et étaient plaqués sur l'écorce des troncs. La rareté des observations (trois en 5 ans) m'amène à penser qu'en réalité, les cocons de *G. versicolor* sont normalement pondus ailleurs, probablement dans les hautes ramures des Eucalyptus, ou sur les feuilles, où il est impossible de les retrouver sans abattre les arbres. En captivité les cocons sont d'ailleurs généralement construits dans la partie supérieure de la cage. Aucun autre cocon de Gastéracanthe malgache n'a été trouvé dans la nature.

La ponte de *G. versicolor* se fait toujours au lever du jour. Ce fait a déjà été observé chez *Nephila* et *Argiope bruennichi* par P. BONNET (1925, p. 52 ; 1930 *a*, p. 70). Elle débute quand l'intensité lumineuse, en lumière diffuse horizontale, atteint 800 à 1 000 lux, ce qui ne prouve pas forcément qu'il existe une influence directe de la lumière sur la ponte car corrélativement, on observe une augmentation de température et un abaissement du degré hygrométrique de l'air.

Comme dans le cas des mues, il existe un « effet de choc », dû à la capture et au transport brutal des femelles mûres, effet qui se traduit par une accélération des pontes, qui, au lieu de se répartir régulièrement dans le temps, se font surtout trois à quatre jours après la mise des animaux en élevage de survie (M. EMERIT, 1965).

Dans les conditions normales, les pontes se répartissent sur toute l'année ; il semble y en avoir un maximum au début de la saison des pluies ([50]), en novembre, mais certaines pontes ont été récoltées en plein hiver austral et se sont normalement développées (M. EMERIT, 1969, p. 272).

---

(50) H. M. PETERS (1953 *b*) trouve des résultats similaires chez *G. cancriformis* (L.).

Source : MNHN, Paris

La construction du cocon se fait selon un déterminisme précis, conformément au type général des *Araneidae*, établi par W. et I. CROME (1961), à partir de pontes anormales d'*Argiope bruennichi*. Ces auteurs constatent que seul, le début de la construction de la première sole de soie est réversible. Si l'Araignée est dérangée au cours d'une phase ultérieure de la construction, elle ne peut que s'arrêter (ce qui se passe avant le dépôt des œufs), ou poursuivre son travail au point même où il a été interrompu. Tout se passe comme si elle agissait selon un plan « programmé » (W. et I. CROME utilisent le mot « automatisch » p. 242). Ainsi, si après la ponte, la bourre est séparée de la masse ovigère, l'Araignée la recouvre d'un opercule au même titre que les œufs, mais ne construit en aucun cas une bourre supplémentaire (p. 241). Chez *Gasteracantha versicolor*, il existe également une indépendance et une interaction entre les diverses phases de la construction du cocon. L'indépendance se traduit par des variations de l'importance de l'opercule par rapport à celle de la bourre de soie blanche ; dans les cas extrêmes, il peut même manquer ou être réduit à un simple flocon (M. EMERIT, 1969). Le tableau suivant, réalisé à partir de 10 pontes, montre que le poids de l'opercule varie dans des proportions considérables, indépendamment de celui de la bourre blanche qui reste sensiblement constant ([51]).

Poids de l'opercule en mg	Poids de la bourre blanche en mg
3,8	1,9
3,6	2,1
3,6	1,6
3,4	2,1
3,1	2,1
2,6	1,3
2,4	1,8
2,3	1,6
2,0	1,7
0,8	1,5

Il est possible aussi de vérifier que la présence de la masse ovigère et de la bourre de soie blanche ne sont pas indispensables à la fabrication de l'opercule. A cet effet, une pondeuse de *G. versicolor*, retirée de son ouvrage au moment où elle commençait à poser les palettes adhésives périphériques préludant à la confection de l'opercule, est placée dans un pilulier sur une mince trace de soie blanche tissée par un autre animal, ce qui revient à la mettre dans les conditions où elle se trouvait au début de la fabrication de son cocon. L'Araignée, après un court temps de repos, cerne la trace de soie de palettes adhésives, et commence son opercule, sans qu'il n'y ait aucun œuf sous-jacent ([52]). Celui-ci à moitié construit, l'animal est transporté brusquement

(51) Après enlèvement des œufs, larves, exuvies nymphales, etc... .

(52) De très vieilles femelles d'Aranéides en élevage peuvent construire des cocons sans œufs (P. BONNET, 1927, p. 22) (C'est également le cas chez *G. versicolor*).

Source : MNHN, Paris

sur un support lisse : il reste immobile, mais reprend son tissage dès qu'il est placé sur son opercule ; dérangé une deuxième fois et poussé sur le côté de sa construction, il y revient en laissant derrière lui une traînée de fils blancs, puis reprend la sécrétion du fil vert.

L'opercule terminé, on compare les calques du contour de la masse ovigère (*a*), celui de la bourre blanche (*b*), celui de l'opercule vert (*c*), enfin, celui de la trace de soie blanche utilisée (*d*). Alors que sur une ponte normale (*a*) (*b*) et (*c*) sont semblables (mais non égaux), ici (*a*) et (*b*) sont semblables, mais (*c*), plus allongé, circonscrit la traînée de soie (*d*) qui a servi de substrat.

De trois expériences concordantes, il est possible de tirer les conclusions suivantes :

— Lorsque l'Araignée est arrivée à une phase donnée de la construction du cocon, elle ne peut revenir à une phase antérieure, même si les conditions amenant normalement à cette phase sont réalisées.

TABLEAU

Phases de la ponte chez diverses *Araneidae*

Descripteur	P. BONNET, 1925 ; W. et I. CROME, 1961, p. 36	W. CROME, 1956	P. BONNET 1930 *a*, p. 70	M. EMERIT 1969
—	—	—	—	—
Espèce	*Argiope bruennichi*	*Araneus quadratus*	*Nephila madagascariensis*	*Gasteracantha versicolor*
Succession des phases	Tissage d'un disque de soie basal	Tissage d'un disque de soie basal = *phase 1*	Tissage d'une couche de soie jaune de 10 cm²	Tissage d'un disque de soie blanche = *1er temps*
	Tissage d'une formation tronconique de structure complexe	Constructiond'une muraille annulaire destinée à contenir la ponte = *phase 2*	Confection d'un matelas de soie jaune	
	Dépôt global des œufs	Dépôt global des œufs = *phase 3*	Dépôt global des œufs	Dépôt global des œufs = *2e temps*
	Tissage d'une bourre interne de soie fine en anses simples	Fermeture de la chambre ovigère = *phase 4*	Confection d'un 2e matelas de soie jaune	Tissage de la bourre de soie blanche = *3e temps*
	Tissage d'une bourre externe de soie plus épaisse, cardée en bandes	Tissage d'une bourre interne à fil fin = *phase 5*		Tissage d'une bourre de soie vert pomme = *4e temps*
	Dépôt d'un fil externe en anses épaisses d'allure simple, formant une coque subsphérique, recouvrant la bourre sous-jacente.	Confection d'un opercule mince, formant une coque sphérique et noyant entièrement le reste du cocon		Achèvement de la couche externe de l'opercule (soie vert foncé).

Source : MNHN, Paris

— Toutefois, chaque phase de la construction dépend de la phase précédente : la forme de l'opercule dépend de celle de la bourre sous-jacente, ce qui explique également la forme de certains cocons tératologiques : ainsi, une ponte n'est pas plaquée contre le substrat, mais s'en décolle de 45°, formant une nappe excentrique de soie jaune. Bien que la face inférieure des œufs ait été facilement accessible à l'Araignée, celle-ci n'en a recouvert d'un opercule que la face supérieure.

L'opercule protège la ponte contre le cannibalisme de la mère ; une *G. versicolor* que l'on empêche de confectionner son opercule, dévore ses œufs quelques jours plus tard. Une *G. sanguinolenta bigoti* ayant pondu un cocon anormal sans opercule, en fait de même pour l'intégralité de ce qu'elle avait construit.

Bien qu'un opercule ne soit pas indispensable au développement des œufs, il joue un rôle important de protection contre les rayonnements solaires nocifs. A. BOUILLON (1957) a constaté que le cocon de *Latrodectus* tamise efficacement ces rayonnements, y compris les infrarouges, mais n'arrête nullement les prédateurs des œufs. Une ponte de *G. versicolor* d'élevage, bien que recouverte d'un cocon dense étroitement appliqué contre une vitre, a ainsi été envahie par les Acariens du sol.

2. BIOLOGIE DES AUTRES GASTÉRACANTHES

Les documents relatifs aux autres espèces de Gastéracanthes sont beaucoup plus rares que pour *Gasteracantha versicolor*, qui, seule, a fait l'objet d'études approfondies.

A. *Les biotopes*

Il existe des associations de Gastéracanthes dans le domaine de l'Est, celui du Centre, Nosy Be, la mangrove côtière, la forêt de l'Ouest, enfin le bush du domaine du Sud.

a. FORÊTS DE L'EST ET DU CENTRE. — Il existe en forêt de l'Est une étroite sympatrie entre *Gasteracantha versicolor*, *G. rhomboidea madagascariensis* et *Acrosomoides acrosomoides*. Les trois espèces peuvent se récolter sur leur toile à quelques mètres les unes des autres, dans des clairières comme celles des fonds de vallée ou des trouées forestières à Périnet. Il est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de justifier la coexistence des adultes par l'occupation de niches écologiques distinctes, mais celles-ci doivent l'être au niveau des jeunes ou des pontes.

Augusta glyphica se rencontre en forêt primaire dans les mêmes endroits que les *Gasteracantha*, mais dans des zones moins éclairées, voire en sous-bois ; les mâles sont obtenus par battage des buissons à l'orée des clairières.

Source : MNHN, Paris

En raison de son homotypie avec une feuille morte, c'est une espèce difficile à capturer, ce qui explique sa rareté dans les collections et l'absence de documents que l'on possède sur sa biologie. Nous avons peu de renseignements sur l'*Isoxya* associée (*I. cowani*). Cette espèce a été récoltée dans des talus en bordure de sentier forestier.

La faune gastéracanthienne associée à *Gasteracantha versicolor* ne suit pas cette espèce dans les forêts relictuelles du domaine du Centre, à l'exception des lambeaux forestiers d'Ambohitantely, où l'on trouve aussi des *Acrosomoides acrosomoides.*

b. UNE FORÊT DU SAMBIRANO : LA FORÊT DE LOKOBE (NOSY BE). — Nosy Be est considérée comme faisant partie du domaine du Sambirano dont les caractères botaniques sont très voisins de ceux de la forêt de l'Est (H. PERRIER DE LA BÂTHIE, 1921, p. 179). Son boisement a presque disparu, à l'exception de la belle forêt de Lokobe (réserve naturelle intégrale n° 6) couvrant les pentes d'un dôme de syénite dont l'un des versants plonge dans la mer. Elle est constituée d'une strate arborescente à feuillage persistant, riche en palmiers et en Ravenales, d'une hauteur de 25 à 30 m, d'une deuxième strate arborescente plus basse, riche en lianes, d'une strate arbustive à feuilles persistantes, enfin d'une importante strate herbacée à graminées à feuilles coupantes. Le sous-bois très en pente, est bien aéré, et se trouve soumis à une influence marine directe. Malgré sa difficulté d'accès, il est riche en clairières, dans lesquelles on trouve une faune typique de *Gasteracanthinae* : *Gasteracantha thorelli* remplace ici *G. versicolor* dans la strate arbustive et la deuxième strate arborescente. Les observations valables pour l'une de ces espèces sont valables pour l'autre, à cela près que *G. thorelli* semble moins lucicole : on rencontre également cette espèce dans des lambeaux forestiers résiduels de l'intérieur de l'Ile comme celui d'Ankalampo. Ces lambeaux, à caractère primaire, constituent de petites forêts galeries et le biotope des Gastéracanthes est le sous-bois, assez sombre et humide, à litière d'humus, au voisinage de l'eau.

Des formations dégradées peuvent même être colonisées, comme les ruines ombragées de Ficus étrangleurs de la mosquée d'Ambanoro.

Isoyxa reuteri tisse de petites toiles orbiculaires dans la strate herbacée, de préférence sous les feuilles.

Madacantha nossibeana n'est pas inféodée strictement à la forêt de Lokobe, puisqu'un mâle de cette espèce a été obtenu par battage de la voûte frondicole d'une formation secondaire sur la route côtière reliant Hellville à Ambanoro. Elle existe d'ailleurs aussi dans la forêt de l'île de Nosy-Komba.

On ne connaît pas de *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* en forêt de Lokobe, mais on y a récolté comme indicateur de l'Est *Augusta glyphica.*

Source : MNHN, Paris

c. LA FORÊT DE L'OUEST. — On ne sait rien de l'écologie de *Gasteracantha sanguinolenta andrefanae* qui vit en forêt de l'Ouest. Cette forêt, contrairement à celle de l'Est, est décidufoliée, le climat étant caractérisé par l'alternance d'une saison sèche et d'une saison humide. Les biotopes de l'Ouest sont très mal connus en raison de leur difficulté d'accès, et il faut simplement remarquer que l'on trouve des Gastéracanthes dans des sites aussi divers que les formations karstiques de l'Antsingy, la forêt de Sakaraha ou les gorges de Manombo (Andoharano) au nord de Tuléar. On en trouve aussi dans les forêts du Sambirano, ce qui prouve la plasticité de cette Gastéracanthe à l'égard du milieu. Originaire de la pluvisilva, elle s'est adaptée à des formations plus xériques.

d. LA MANGROVE CÔTIÈRE. — Cette formation forestière, si importante à Madagascar par son étendue, n'est paradoxalement connue que par sa lisière Sud (région de Tuléar), dont l'écologie a fait l'objet de travaux récents (R. DERIJARD, 1966 ; L. BIGOT, 1968, 1971).

Il était notoire que des Gastéracanthes vivaient en mangrove de Tuléar, mais elles n'ont été retrouvées qu'en 1965 par L. BIGOT. R. DERIJARD ne les signale pas dans sa synthèse de 1966. Ces animaux existent dans deux faciès côtiers ;

— une mangrove subissent des influences estuarines, protégée à l'ouest par le grand récif, à 2 km au Nord-Est de la ville de Tuléar (Besakoa) et 2 km au Sud de la ville (Mahavatsy) ;

— plus au nord, une mangrove d'estuaire, à l'est de Belalanda (6 km au Nord-Est de Tuléar) et entre Belalanda et Ifaty. Elle dépend du complexe du Fiherenana.

Par contre, les Gastéracanthes manquent dans la mangrove de baie, protégée par le récif frangeant de Sarodrano (25 km au Sud de Tuléar). Cette formation moins franche se distingue des précédentes par la faiblesse de sa sédimentation sablo-vaseuse ; la zone à palétuviers forme une bordure côtière peu importante et se trouve isolée du bush xérophyte côtier par une bande de grès quaternaire pratiquement dénudée, les sols salés étant peu développés.

La formation d'estuaire, sableuse, est constituée d'un lacis de chenaux séparés par des levées de sable, portant des prairies halophiles à *Salicornia perieri* Chev. et *Arthrocnemum pachystachyum* (Bunge). L'hygrométrie au sol est moyenne : par exemple 59 à 62 % d'humidité relative, le 15 avril 1965, par beau temps, à 10 cm du sol, sur la levée. La moyenne annuelle (en station météorologique) varie de 74 % à 78 % (R. DERIJARD) avec un degré élevé d'humectation du sol (30 à 50 % en eau). Une microclimatologie détaillée a été établie par L. BIGOT et R. DERIJARD. La végétation arborescente de cette mangrove est constituée essentiellement par des espèces à racines échasses (*Rhizophora mucronata* Lam.), à racines aériennes coudées (*Bru-*

Source : MNHN, Paris

giera gymnorhiza Lam.), à tronc bulbeux (*Ceriops boiviniana* Tul.) ou à pneumatophores (*Avicennia officinalis* L.).

Les *G. sanguinolenta bigoti* tissent leur toile à marée basse entre les branches de divers palétuviers et même entre les racines échasses des *Rhizophora* ([53]). L'adaptation des Araignées à la zone de balancement des marées est incomplète, car elles ne s'immergent pas à marée haute, mais montent dans les frondaisons de l'arbre, de sorte qu'on ne trouve jamais de toiles à marée basse entre des pneumatophores d'*Avicennia*, isolés dans la vase, et à partir desquels un repli serait impossible ; elles sont néanmoins soumises à l'action d'une atmosphère saline, voire à des aspersions d'eau de mer.

On ne trouve jamais de femelles mûres sur les *Ceriops* des hauts niveaux médio-littoraux toujours exondés, de même que dans les prairies supralittorales à *Salicornia*, par contre, les jeunes stases y sont nombreuses. La différence de peuplement peut être due à une hygrométrie plus faible de ces étages supérieurs, à une forte intensité lumineuse, et à une ventilation plus active au niveau du sol.

Il est remarquable de voir, qu'à l'image de la Gastéracanthe, une Néphile, *Nephila madagascariensis* (A. VINSON) selon L. BIGOT (1968), s'est implantée dans la mangrove aux mêmes endroits. Les affinités écologiques des deux genres se retrouvent même ici.

La répartition des *G. sanguinolenta bigoti* ne se limite pas à la seule mangrove de Tuléar, puisque L. BIGOT en a récolté à Ankidy, au Nord de Morombe.

Nous avons vu par ailleurs que d'autres mangroves (île Europa, Nosy Be) sont peuplées par d'autres sous-espèces de *Gasteracantha sanguinolenta*.

e. LE BUSH ARBORÉ DU SUD. — Le bush arboré mahafaly est établi sur sables roux recouvrant un socle gneissique ; on y trouve des essences caractéristiques ; *Didierea*, *Aloe divaricata* et diverses Euphorbiacées ; ces arbres et arbustes sont isolés les uns des autres, distants de quelques mètres. La strate herbacée est très discontinue.

Sur les buissons, on peut récolter de nombreuses *Isoxya mahafalensis* qui y tissent des toiles orbiculaires, et dont c'est le biotope.

Le climat de la localité type choisie (Ampanihy) est à pluviosité faible, avec une seule saison des pluies annuelle de courte durée. Il existe de forts écarts de température entre le jour et la nuit, l'été et l'hiver austral. Les données fournies par J. RAVET pour une localité de la région d'Ampanihy marquent un écart un peu supérieur à celui enregistré à Tuléar dans

(53) L. BIGOT (1968) a signalé le caractère lucicole des Gastéracanthes de la mangrove Sud de Tuléar, dont les toiles peuvent être rapprochées et se trouvent à une faible distance du sol.

Source : MNHN, Paris

le bush, cette dernière localité étant celle de la côte Ouest à posséder le plus fort contraste climatique annuel ([54]).

Les Gastéracanthes malgaches sont donc des Araignées essentiellement forestières, à l'exception d'une *Isoxya* du Sud. La répartition des diverses espèces est plus ou moins sous la dépendance des facteurs climatologiques, les formes de l'Est étant de meilleurs indicateurs forestiers que celles de l'Ouest.

B. *Ethologie*

a. LES CARACTÉRISTIQUES DE LA TOILE varient très peu d'une Gastéracanthe à l'autre (pl. 8). — Les relations métriques sont les mêmes pour toutes les *Gasteracantha* observés (*G. versicolor*, *G. sanguinolenta bigoti*, *G. rhomboidea madagascariensis*, *G. thorelli*) et pour *Acrosomoides*. Les toiles des autres espèces de *Gasteracanthina* font l'objet d'observations éparses : 16 rayons et 14 tours de spire, l'Araignée étant au centre de son ouvrage, pour *Thelacantha brevispina* (R. W. G. HINGSTON, 1927) ; 42 rayons, 43 tours de spire captrice, rayon total : 10 cm, largeur de l'aire captrice : 7 cm, pas de stabilimentum, pour *Madacantha nossibeana* (M. EMERIT, 1970 *a*) ;

Les seules observations de toiles d'*Isoxyina* portent sur des *Isoxya* malgaches et sur *Austracantha minax*, espèce australienne. J'ai observé chez *Isoxya reuteri* une toile de 21 rayons et de 26 tours de spire, avec deux stabilimentums opposés et sensiblement verticaux, le long des rayons dans la zone libre (pl. 8, *c*). Une disposition semblable existe chez *I. mahafalensis*.

R. E. MASCORD (1966 *a*, p. 45) a étudié les toiles de nombreux *Austracantha* (*Gasteracantha*) *minax*, mais il n'en a pas fait d'étude statistique précise : le rayon moyen est de 16 à 17 cm, le nombre de rayons varie de 19 à 28, le nombre de tours de spire, de 15 à 27. Chose curieuse, la variété mélanique fait plus de rayons et de tours de spire que la forme claire. Selon V. V. HICKMAN (1967), ces toiles sont faites souvent à plus de 2 m de hauteur, dans des arbustes ou des arbres, l'animal restant au milieu ; les rayons sont ornés de flocons de soie.

b. INQUILINS. — Les Gastéracanthes malgaches admettent la présence d'*Argyrodinae* inquilines que l'on trouve tout au long de l'année à l'état de mâles ou femelles adultes. En plus de *Gasteracantha versicolor*, quatre espèces ont été trouvées avec des inquilins, le détail des captures étant donné par le tableau suivant :

---

(54) Minimum et maximum absolus annuels (juillet et novembre) pour Tsibombe (à 100 km au Sud-Est d'Ampanihy) (d'après J. RAVET) et Tuléar (repris de R. PAULIAN 1961), juillet : 4°,6 ; 6°,1, novembre : 40°,8 ; 39°,8.

Source : MNHN, Paris

Date de récolte	Récolteur	Lieu de récolte	Espèce-hôte
2.III.1964	M. EMERIT	Route de Moramanga à Lakato-Ambalafary	*Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*
15.IV.1965	—	Mangrove Sud-Ouest de Tuléar	*Gasteracantha sanguinolenta bigoti*
2.III.1964	—	Route de Moramanga à Lakato-Ambalafary	*Acrosomoides acrosomoides*
3.VI.1965	—	Nosy Be, forêt de Lokobe	*Isoxya reuteri*

Il est probable que toutes les Gastéracanthes malgaches cohabitent avec des *Argyrodinae* qui suivent l'espèce hôte jusqu'aux limites de son périmètre d'extension (canyons du massif ruiniforme de l'Isalo, mangrove).

c. LA DÉFENSE CONTRE LES PRÉDATEURS présente des caractères communs, en relation avec deux tendances évolutives divergentes, la première aboutissant à la réalisation de types très voyants, bariolés, à action dissuasive (c'est le cas de la plupart des femelles), la seconde entraînant l'apparition de formes camouflées, homotypiques avec le substrat ou mimétiques : c'est ainsi que les mâles de toutes les Gastéracanthes vraies, pattes repliées, simulent des excréments ou des débris de proies ; certaines femelles peuvent se camoufler par mélanisation ou panachage du décor, comme *Thelacantha brevispina* qui aurait même, selon R. W. G. HINGSTON (1927, p. 265) un comportement curieux : l'animal utiliserait des proies emmaillotées par huit ou dix comme leurres ; il les suspendrait à sa toile en des endroits divers, sans plan précis ; ces leurres ont le même aspect que l'Araignée, et les prédateurs s'y tromperaient quelquefois, lui permettant de s'échapper. *Augusta glyphica* réalise la perfection en matière de mimétisme par son aspect de débris de feuille, dont même la nervation serait simulée par la jonction des sigilles. Notons enfin que l'opercule du cocon des Gastéracanthes, par sa couleur et sa consistance, simule un feutrage végétal qui camoufle la ponte.

d. L'EXUVIATION de diverses sous-espèces de *Gasteracantha* se fait comme chez *G. versicolor* (*G. sanguinolenta bigoti*, *G. rhomboidea madagascariensis*) ; ni celle d'*Acrosomoides*, ni celle de *Thelacantha* n'ont été observées ; celle de *Madacantha* (mue de maturation du mâle) se caractérise par le basculement du dorsum prosomien vers l'arrière, les trois paires d'épines mousses étant alignées deux par deux sur la partie dorsale de l'exuvie opisthosomienne, perpendiculaire à celle-ci.

Chez les *Isoxya*, les observations ont porté sur deux espèces (*I. reuteri*, *I. mahafalensis*) ; toutes les exuvies présentent les mêmes caractéristiques : bouclier prosomien rabattu vers l'arrière, fente d'exuviation opisthosomienne latéro-ventrale, les trois épines ayant conservé leur forme : paral-

Source : MNHN, Paris

lèles entre elles, elles sont dressées sur l'exuvie qui ressemble à celle des *Gasteracantha*, à cela près que les épines antérieures et moyennes ne sont pas repliées vers l'avant de la dépouille.

Chez *Augusta glyphica* (mue de maturation de la femelle), le bouclier prosomien se détache par son bord frontal et se rabat vers l'arrière, restant fixé à la dépouille opisthosomienne par un croissant chitineux du pédicule ; les chélicères restent fixées au plancher prosomien ; l'opisthosoma, très déprimé dorso-ventralement, se fend suivant une ligne exactement marginale jusqu'un peu en arrière des filières ; son scutum, remarquablement foliacé, cuirassé de très nombreux sigilles jointifs, garde sa forme et sa rigidité, et il est probable que l'Araignée, sous les tractions de ses pattes, glisse son opisthosoma hors de la fente exuviale à la manière d'une lettre que l'on sort de son enveloppe ; les épines latérales étant très mousses, ne posent pas ici de problèmes dynamiques : elles restent étalées (M. EMERIT, 1969, pl. 45).

De toutes ces observations, il est possible de dégager les caractères généraux suivants :

— Chez *Gasteracantha*, l'exuviation se fait normalement par suspension à un fil ; il en est vraisemblablement de même pour les autres genres.

— Le bouclier dorsal prosomien se rabat toujours dans un plan longitudinal ; au cours du développement de *Gasteracantha*, ce basculement se fait vers l'arrière chez les premières nymphes, puis vers l'avant ; il n'est donc pas étonnant qu'il se fasse vers l'arrière chez les animaux qui ont conservé des caractères primitifs pour le groupe : femelles âgées d'*Isoxya*, d'*Augusta*, mâles de *Gasteracantha*.

— La fente exuviale opisthosomienne est latéro-ventrale.

— Les épines conservent leur forme sur l'exuvie.

— La mue d'*Augusta glyphica* diffère de toutes les autres : du fait que ses sigilles sont très grands et jointifs, la dépouille de l'opisthosoma conserve sa forme et ne se replie pas sur elle-même.

e. BIOLOGIE SEXUELLE ET REPRODUCTION. — Il est regrettable que les observations de la biologie sexuelle et la reproduction des Gastéracanthes soient limitées à la seule espèce *G. versicolor*. Des observations sur les *Isoxya* permettraient d'établir un recoupement avec ce que R. E. MASCORD (1966 *a*) a trouvé chez *Austracantha* ; ce dernier genre doit provisoirement être pris comme type d'*Isoxyina*, pour en comparer le mécanisme de ponte avec celui d'une *Gasteracantha* :

— Comme chez les *Gasteracantha*, le travail de ponte débute chez *Austracantha minax* par le tissage d'une sole de soie, mais le dépôt des œufs, au lieu de se faire globalement, se fait rang par rang, chaque rangée contenant huit œufs : ce comportement, s'il a bien été observé, est remarquable, puisque la ponte globale d'une masse d'œufs paraît bien être la règle générale

Source : MNHN, Paris

chez les *Araneidae* (entre autres, observations de W. CROME, 1956, chez *Araneus quadratus* Cl.).

— La durée du dépôt des œufs est beaucoup moins longue chez *G. versicolor* que chez *A. minax*, puisqu'il faut à cette dernière espèce huit minutes pour pondre 15 rangées d'œufs, et 31 mn au total, si l'on compte les temps de repos.

— La nature de la sécrétion de la soie diffère de celle des autres Gastéracanthes connues : la bourre du cocon, au lieu d'être blanche, est orange, et l'opercule, partout ailleurs vert ou jaunâtre, est ici brun sombre.

Le cocon d'une *Isoxya* (*I. reuteri*, deux pontes le 5 et le 15.V.1965) diffère de celui de *Gasteracantha versicolor* par plusieurs caractères qui ressortent du tableau suivant (pontes sur un substrat plan) :

	Gasteracantha versicolor	*Isoxya reuteri*
Opercule	Plan et ovale	Fortement convexe, et circulaire (diamètre : 10 cm) (55)
Structure du cocon	Opercule vert foncé à deux sortes de soie	—
	Masse ovigère en forme de galette	Masse ovigère en forme d'ellipsoïde sub-sphérique
	Sole de soie blanche	—
Taille des œufs	0,8 sur 0,7 mm (moyenne sur dix pontes)	0,8 sur 0,7 mm.; 1,0 sur 0,8 mm (deux pontes)
Nombre d'œufs	Grand, dépassant la centaine (jamais inférieur à 60)	Petit, de l'ordre de la trentaine (sur deux pontes)

Un cocon de *Madacantha nossibeana* est sub-sphérique (hauteur : 4 à 5 mm, longueur : 10 mm, largeur : 8,5 mm) ; il contient une masse de 21 œufs ellipsoïdaux de 0,8 sur 0,6 mm, d'aspect muriforme, d'un diamètre total de 2,4 mm, qui est emballée au sein d'une bourre de soie blanche recouverte superficiellement d'une formation operculaire mince, sub-sphérique, de soie jaune pâle.

Le cocon de *Thelacantha brevispina* de la Réunion n'est connu que par une brève description d'A. VINSON (1863, p. 238) : il est ovoïde, aplati, d'une longueur de 20 mm, recouvert d'un opercule constitué de deux sortes de soie, verte et jaune, la bourre ovigère elle-même étant blanche.

Le cocon d'*Acrosomoides* est inconnu.

En ce qui concerne les *Gasteracantha*, les cocons de toutes les espèces

(55) Dans deux cocons, les premiers connus, d'une *Isoxya* africaine, cet opercule se raccorde par ses bords et délimite une masse parfaitement sphérique, enserrant une tige (*NMP* n° 5683, Champagne Castle Hostel, *R. F. L. and A. Y. L.*, I.1952).

Source : MNHN, Paris

malgaches sont maintenant connus (M. EMERIT, 1969) et peuvent servir en systématique : alors que l'opercule de *G. versicolor* est homogène de structure sur toute sa surface (pl. 10, *A*), celui de *G. rhomboidea madagascariensis* possède, intercalé entre les deux couches de soie vert foncé et vert pomme, une bandelette de soie très foncée et crépue, constituée par l'entortillement d'un fil simple (pl. 10, *F*), du même calibre que la soie vert pomme ; j'ai donné en 1969 le nom de cimier à ce bourrelet interne qui souligne le grand axe du cocon. L'opercule de quatre pontes de *G. sanguinolenta bigoti* possède également un cimier (pl. 10, *C*), alors que celui de *G. thorelli* en est dépourvu (pl. 10, *B*). Malgré le peu de documents recueillis, la présence d'une bandelette operculaire épaissie pourrait caractériser les Gastéracanthes d'un groupe « *sanguinolenta-rhomboidea* », qui se distinguerait d'un groupe « *versicolor* » à opercule uni.

Il est possible, même dans l'état actuel de nos connaissances, d'imaginer ce qu'a pu être l'évolution de la ponte chez les Gastéracanthes malgaches : certains *Isoxyina* et les *Madacantha* (sans doute aussi les *Acrosomoides*) appartiennent à un type primitif dont le cocon, fortement convexe, contient un petit nombre d'œufs pondus un à un ; les *Gasteracantha*, avec leur cocon aplati d'aspect discret, contenant plusieurs centaines d'œufs déposés très rapidement a un moment où l'Araignée est particulièrement vulnérable, sont mieux adaptées à la lutte contre les incertitudes de la reproduction ; contrairement à ce qui se passe chez les adultes, qui ne semblent pas entrer en compétition entre espèces sympatriques et qui sont soumis modérément à l'action des prédateurs, il doit exister pour les œufs et les jeunes stades une forte action sélective du milieu, ce qui explique l'abondance relative des *Gasteracantha* en formes diverses.

3. BIOGÉOGRAPHIE DES GASTÉRACANTHES DE MADAGASCAR ET DES ÎLES VOISINES

A. *Historique*

La première étude de répartition des Gastéracanthes mondiales a été faite par F. DAHL (1914). Cet auteur (p. 291) souligne la similitude de la distribution des genres *Gasteracantha* et *Nephila*. Les affinités entre Madagascar et l'Afrique portent sur deux espèces communes de Gastéracanthes. Par contre, il n'existe pas d'apports asiatiques dans la Grande Ile, qui présente une faune de *Gasteracanthinae* endémiques, dont la liste est donnée pour la première fois. A l'Est de Madagascar, une forme asiatique, *Thelacantha mammosa* (actuellement *T. brevispina*), arrive jusqu'à l'île de la Réunion.

En 1921, F. DAHL précise son idée : trois lignes de migrations parallèles, l'une pour le genre *Pachypleuracantha* (actuellement *Gasteracantha*),

Source : MNHN, Paris

les autres pour les genres *Isoxya* et *Acrosomoides* partent de la côte Sud-Est du Mozambique et traversent le Nord-Ouest de Madagascar, en s'y bifurquant (fig. 31, p. 80). La migration de *Pachypleuracantha* se poursuit vers les îles de la Réunion et Maurice.

J. MILLOT, dans ses mises au point de 1948 et 1952, confirme les conclusions de F. DAHL en maintenant que les Gastéracanthes sont de bons indicateurs biogéographiques ([56]) et insiste sur l'influence capitale de l'isolement insulaire entraînant l'apparition de Gastéracanthes endémiques, à raison d'une espèce distincte par petite île. Il oppose de plus, Madagascar, île continentale à endémisme d'origine africaine, et les autres îles de l'Océan Indien, dont l'endémisme est d'origine indo-pacifique (p. 145).

Ces particularités biogéographiques étaient déjà connues pour les Insectes depuis le début du XIXe siècle, puisque P. A. LATREILLE écrivait en 1819 (p. 180) :

« L'île de Madagascar se rapproche, sous certains points, quant aux familles naturelles des insectes, de l'Afrique. Mais ces espèces sont très distinctes, et plusieurs même n'ont pas d'analogues. Les îles de France et de Bourbon [Maurice et la Réunion] offrent aussi des vestiges de ces mêmes affinités ; les insectes de ces colonies paraissent cependant, en général, tenir davantage de ceux des Indes orientales : leur nombre est très limité. »

P. L. G. BENOIT (1962 *a*), à l'occasion d'une révision des Gastéracanthes africaines, établit la répartition au Congo et en Afrique de l'Est d'une espèce représentée à Madagascar : *G. versicolor*. En 1964, il formule l'hypothèse de l'existence d'une chaîne de spéciation géographique, dont les extrémités sont représentées par les *G. sanguinolenta* africaines et *G. rhomboidea* de l'île Maurice ; le maillon intermédiaire, malgache, est *G. rhomboidea madagascariensis* (= *G. madagascariensis* A. Vinson).

En 1968 et 1969, j'ai donné la répartition géographique des *Gasteracanthinae* à l'intérieur de Madagascar même (fig. 56 à 59, p. 168-174). Il faut toutefois remarquer que certaines localités ont été beaucoup plus prospectées que d'autres : la forêt de l'Est est beaucoup mieux connue que celles de l'Ouest et du Sambirano ; de plus, certaines espèces sont plus fréquemment récoltées : c'est ainsi que les deux tiers des Gastéracanthes recensées sont des *G. versicolor* ; enfin, il existe souvent, pour les échantillons de muséum, des incertitudes de localisation dues à l'existence de nombreuses homonymies dans les noms de lieux malgaches.

Les caractères de la répartition biogéographique des Gastéracanthes à Madagascar et dans les îles de l'Océan Indien occidental ne font que confirmer ce que l'on sait de la répartition de plusieurs autres groupes,

---

(56) Ce n'était pas l'avis de L. BERLAND (1924, p. 276), qui disait que les Araignées qui, comme les *Argiopidae*, font des cocons sur les végétaux sont souvent de peu d'utilité en biogéographie.

Source : MNHN, Paris

animaux ou végétaux. Il existe en effet dans la Grande Ile, un apport africain, mais avec des lacunes faunistiques par rapport à ce continent ; un contraste faunistique Est-Ouest et un contraste Nord-Sud. Les autres îles de l'Océan Indien ont subi aussi une influence africaine, mais également indo-malaise.

B. *Lacunes faunistiques de Madagascar*

De nombreuses Gastéracanthes est-africaines font défaut à Madagascar, du moins dans l'état actuel de nos connaissances. En voici la liste :

— le genre *Gastroxya* Benoit ;

— le genre *Togacantha* Dahl ;

— *Gasteracantha falcicornis* Karsch, *G. milvoides* Butler ;

— *Afracantha camerunensis* (Thorell), *Isoxya semiflava* Simon, *I. testudinaria* (Simon), *I. stuhlmanni* (Bösenberg & Lenz) ; *I. cicatricosa* (Koch), *I. tabulata* (Thorell), *Hypsacantha crucimaculata* Dahl. ;

— *Acrosomoides tetraedra* (Walckenaer).

Ces lacunes constituent un phénomène faunistique général, lié à l'apparition de formes endémiques qui se substituent aux espèces manquantes ([56 bis]), et peuvent être des microendémiques ou des mégaendémiques.

— Gastéracanthes microendémiques : *Isoxya mahafalensis* se substitue à *I. cicatricosa* et *I. stuhlmanni*.

Acrosomoides acrosomoides se substitue à *A. tetraedra*.

G. versicolor avaratrae se substitue à *G. falcicornis*.

— Gastéracanthe mégaendémique : *Augusta glyphica* se substitue à *Gastroxya*.

Il convient de se montrer très prudent dans l'affirmation de l'existence de lacunes, surtout en ce qui concerne les *Isoxya* qui sont très mal connues.

Ces lacunes, même certaines, ne constituent pas pour autant un bon argument biogéographique. Des espèces ont pu disparaître avec la destruction des forêts du domaine du Centre ; il en est de même pour les forêts des Séchelles, de la Réunion et de Maurice qui, selon H. PERRIER DE LA BÂTHIE (1921, p. 3), ont été détruites en quasi-totalité depuis longtemps. Certains massifs comme le Tsaratanana, riches en formes relictuelles et endémiques, se dénudent de jour en jour ([57]).

(56 *bis*) Le mot « endémique » doit être utilisé ici avec précaution, car beaucoup de formes dites « micro-endémiques » ne résultent peut-être que d'un découpage systématique abusif.

(57) Certains endémiques, actuellement très localisés, avaient peut-être ainsi une répartition bien plus vaste, et de la même manière, ont pu disparaître certaines mutations connues et non retrouvées.

Source : MNHN, Paris

C. *Les contrastes de faunes*

La présence des domaines de l'Est et de l'Ouest se traduit comme pour beaucoup d'autres groupes, par l'existence d'un contraste faunistique entre ces deux régions climaciques.

Dans la forêt de l'Est, on trouve un peu partout *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis*, jusqu'à une altitude de 800-900 m inclusivement ; cette espèce s'étend de l'extrême Nord (Diégo-Suarez) à la limite Sud de la pluvisilva (réserve de Manantantely, au Nord de Fort-Dauphin). *Isoxya cowani* est aussi inféodé à la forêt de l'Est, et non exclusivement aux forêts du Centre, comme on le croyait jusqu'ici ; elle ne paraît pas remonter au Nord du vingtième parallèle ([58]).

Le domaine forestier de l'Ouest tranche sur celui de l'Est par des lacunes faunistiques compensées par l'existence d'une vicariance : les *Gasteracantha sanguinolenta andrefanae* qui s'y différencient se substituent aux *G. rhomboidea madagascariensis* de l'Est.

Il existe aussi à Madagascar un contraste faunistique Nord-Sud, qui est toutefois moins franc que le précédent, et porte sur les *Isoxya* : le groupe *Isoxya milloti* — *I. reuteri* est cantonné dans le nord de l'île, tandis que le groupe *I. cowani* — *I. mahafalensis* ne dépasse pas le dix-neuvième parallèle ; cette dernière espèce est strictement inféodée au seul domaine climacique du Sud. Cette localisation est sans doute en relation avec le fait que le bush de l'Extrême-Sud est une formation d'origine qui contraste avec les étendues herbacées du Centre dont l'apparition est la conséquence secondaire de l'action répétée des feux de brousse (H. PERRIER DE LA BÂTHIE, 1936, p. 20).

Quelle est l'origine de ces contrastes de faunes ? Nous sommes amenés à poser ainsi le problème de l'introduction des Gastéracanthes à Madagascar, et des affinités entre la Grande Ile et les régions voisines, en ce qui concerne ce peuplement.

D. *Biogéographie continentale des groupes appartenant au genre* Gasteracantha

La pluvisilva de l'Est est séparée de la forêt sèche de l'Ouest par une importante barrière géographique, constituée par les pelouses dénudées des plateaux du Centre. Il n'en a pourtant pas toujours été ainsi ; selon H. PERRIER DE LA BÂTHIE, la forêt de l'Est aurait occupé tout le domaine du Centre, puis se serait retirée du plateau, notamment par suite de l'action

(58) Une femelle mélanique de la forêt de Bevanana pourrait faire exception s'il est prouvé par la suite qu'il s'agit d'une *Isoxya cowani* qui se distinguerait des spécimens typiques par le redressement des épines 2 à la verticale.

Source : MNHN, Paris

destructrice de l'Homme ; il n'en serait resté que quelques lambeaux, constituant ce que l'on nomme « forêts du Centre », « forêts des pentes occidentales », ainsi que les « forêts des canyons de l'Isalo ». Ces lambeaux contiennent une faune relictuelle de Gastéracanthes, appauvrie par rapport à l'Est ; l'isolement géographique n'a pas entraîné ici l'apparition d'une spéciation endémique.

L'existence de cette barrière de spéciation explique les singularités de la répartition des Gastéracanthes côtières à Madagascar : les deux faunes de Gastéracanthes existant à l'Ouest et à l'Est de l'île pourraient dériver l'une de l'autre par des formes que l'on trouve dans le Sambirano, et qui sont intermédiaires entre *G. rhomboidea madagascariensis* et *G. sanguinolenta andrefanae* par leur épigyne, leur décor et la structure de leur opisthosoma. L'existence de cet axe Nord-Ouest Sud est vraisemblable, car R. PAULIAN a souligné l'importance du Nord de Madagascar comme foyer de spéciation. En effet, le Nord-Ouest de la Grande Ile est le seul endroit où la forêt de l'Est atteint celle de l'Ouest par le seuil d'Ambanja qui réunit la région de Vohémar à celle d'Ambanja par toute une série de petites pluvisilvas et forêts du versant Nord du Tsaratanana (fig. 55) ; la zone de contact est constituée par le domaine de transition du Sambirano (presqu'île d'Ampasindava, forêts du Manongarivo et du Galoka jusqu'à la baie d'Ambaro (Nosy Be étant mis part) ; elle est isolée au Sud par une barrière Nord-Est Sud-Ouest de sommets atteignant 2 000 m (chaîne du Galoka, massif du Manongarivo).

Toutefois, si l'on considère un jour qu'en raison de leurs caractères morphologiques, les Gastéracanthes de l'Ouest dérivent de *Gasteracantha versicolor* ([59]), l'axe de spéciation Nord-Ouest Sud se réduit à la seule espèce *G. rhomboidea madagascariensis* avec, à la base, une petite dérivation vers les Gastéracanthes de la mangrove Nord. Un second axe, Est-Centre-Ouest, relie les *G. versicolor* du plateau à l'espèce de la mangrove Sud par l'intermédiaire de la forêt de l'Ouest. L'existence de ce dernier axe n'est pas infirmé par ce que l'on sait de l'éthologie de *Gasteracantha versicolor*, qui est une espèce très tolérante vis-à-vis de la sécheresse, vivant dans des savanes en Afrique du Sud ; si elle a pu peupler des bois d'Eucalyptus, elle a bien pu aussi, au prix de certaines modifications, coloniser la forêt de l'Ouest. La spécificité des indicateurs forestiers de l'Est est d'ailleurs quelquefois moins grande qu'il ne le paraît : R. PAULIAN signale qu'on a trouvé en 1955 en plein domaine de l'Ouest (Antsingy d'Antsalova) un Lépidoptère (*Hypolimnas dexithea* Hew.) jusque là strictement inféodé à la forêt de l'Est d'altitude. Cette découverte est à rapprocher des observations faites par R. ALBIGNAC en 1971 au sujet de la répartition des Carnivores mal-

(59) Elles pourraient provenir de l'hybridation des *G. versicolor* les plus occidentales avec des *G. sanguinolenta* venues d'Afrique. Toutefois, aucun cas d'hybridation n'est encore connu chez les Araignées. On peut aussi penser à des convergences évolutives.

Source : MNHN, Paris

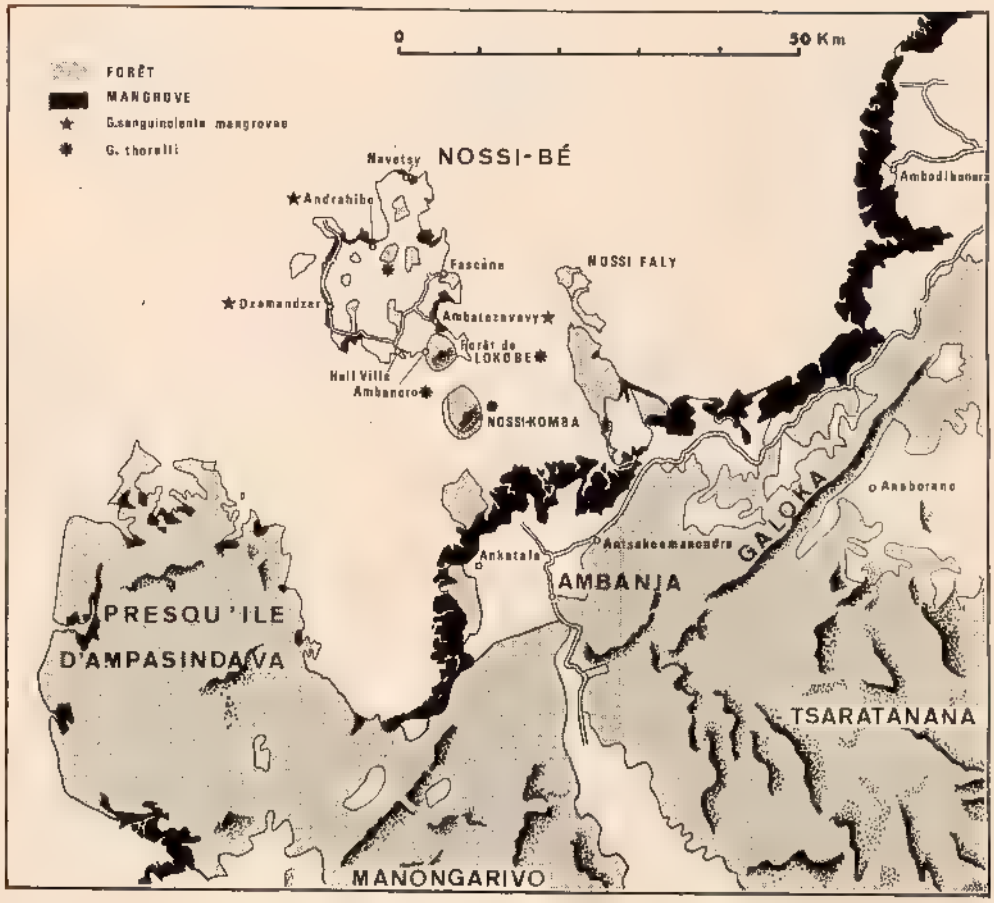


Fig. 55, Nosy Be (ou Nossi-bé) et le domaine du Sambirano.

gaches. Les Araignées forestières sont également concernées : il existe dans l'Antsingy Sud une *Augusta glyphica* (60) ; dans le massif du Kartala (Grande Comore), on trouve des *Gasteracantha rhomboidea comorensis* qui, bien que proches d'une espèce de l'Est, occupent des forêts décidufoliées ; inversement, dans le Sambirano, on trouve des *G. sanguinolenta andrefanae* de l'Ouest dans une forêt de transition à feuilles persistantes. Et que penser enfin d'une récolte inédite de *Gasteracantha versicolor* au Sud de Betioky, en plein domaine de l'Ouest ? (61).

(60) *R. Paulian*, VII.1949, M. EMERIT det. 1969, *MNHN*.
(61) *MNHN* et *CEM 3099*. *P. Pesson*, VIII.1958, plaine de Beomby, région de Betioky-Sud. 4 femelles mûres (ces animaux doivent venir de la forêt d'Analave).

Source : MNHN, Paris

Comment les Gastéracanthes fondatrices se sont-elles implantées dans la Grande Ile ? Quelle est l'origine de *Gasteracantha versicolor*, des *Acrosomoides* et des *Isoxya* ? Toutes questions qui ne peuvent être posées sans prendre un certain recul spatial, qui nous conduit à aborder l'étude des rapports biogéographiques entre Gastéracanthes africaines et malgaches.

E. *Origine du peuplement en Gastéracanthes de Madagascar*

Le peuplement en Gastéracanthes de Madagascar présente des affinités incontestables avec celui de l'Afrique : les *Isoxya*, les *Acrosomoides*, n'existent pratiquement pas en dehors de ce continent, qui est leur foyer de spéciation. Quant aux *Gasteracantha*, elles ont des répondants très proches, puisque l'on trouve dans cette région un groupe de *G. versicolor*, limité à l'Afrique de l'Est et du Sud-Est, et un groupe de *G. sanguinolenta*. Cette dernière espèce, à large répartition, est si proche de certaines *G. rhomboidea* par plusieurs de ses formes géographiques qu'il est difficile actuellement d'établir une coupure systématique franche entre les deux espèces (M. EMERIT, 1969) ; il faut mettre en jeu l'isolement géographique, dû à l'existence du canal de Mozambique, Madagascar s'étant détachée de l'Afrique à une période reculée (au Campanien). A cette « barrière externe » s'ajoute une « barrière interne », constituée par l'isolement Est-Ouest, ce dernier plus récent.

Une première attitude consiste à considérer que le peuplement en Gastéracanthes de Madagascar s'est fait à une date récente, à une époque postérieure à l'effondrement du Mozambique, par introduction d'espèces fondatrices par le Nord-Ouest de l'île. Il est peu probable que l'Homme en soit responsable, car son arrivée dans la Grande Ile est contemporaine de la déforestation du plateau central, qui constitue cette barrière interne sans laquelle il est difficile d'expliquer la microspéciation des Gastéracanthes locales.

Le transport a pu se faire par action combinée des tornades et de l'essaimage aéronautique, en admettant qu'il existe chez les Gastéracanthes, ce que je n'ai jamais constaté ([61 *bis*]). Les animaux ont pu être entraînés par des radeaux flottants, constitués en particulier par des branches de palétuvier entraînées par les courants, qui ont pu disséminer les espèces de mangrove, ainsi que par des feuillages arrachés par les cyclones aux forêts littorales. Ce sont de tels modes de transport qui ont permis à une Araignée orbitèle de s'installer dans l'île du Krakatoa 9 mois seulement après l'explosion de 1883 qui en détruisit toute la faune, la côte la plus voisine étant à 40 km. La brièveté du développement post-embryonnaire de l'animal ne constitue pas un obstacle à cette dissémination, puisque les premières nymphes, n'essaimant pas dans des conditions anormales, sont relative-

(61 *bis*) P. BONNET pense au contraire, qu'il est probable (lettre inédite).

Source : MNHN, Paris

ment résistantes et peuvent survivre plus d'un mois à l'abri de l'opercule du cocon.

Toutefois, R. PAULIAN a souligné (1961, p. 60-61) l'absence de liaisons naturelles entre Madagascar et l'Afrique. Les vents et les cyclones viennent de l'Est. M. URBAIN FAUBLÉE (1963, p. 9) rapporte que, selon les archives du poste médical de Mananjary, des canots de sauvetage des bateaux torpillés près de Sumatra et Java pendant la dernière guerre, sont plusieurs fois venus faire naufrage sur la côte Est. Les seules liaisons possibles seraient l'existence soupçonnée de courants Nord-Sud entre la Côte des Somalis et le Nord-Ouest de Madagascar.

Un type d'émigration, de côte à côte, s'applique logiquement aux Gastéracanthes littorales, comme *G. sanguinolenta*. Est-ce le cas des espèces d'altitude, comme *G. versicolor* ? Cette dernière espèce existe à Madagascar en forêt littorale, bien qu'elle y soit peu fréquente. Elle s'élève d'ailleurs bien au niveau de la mer. Il n'est donc pas impossible d'admettre que les deux espèces de Gastéracanthes aient été importées simultanément par la côte, et l'île Maurice a pu ainsi recevoir des formes littorales de *G. versicolor* malgaches. On voit mal par contre deux peuplements massifs d'altitude, identiques, et très différenciés morphologiquement, dériver l'un de l'autre par l'intermédiaire de quelques formes côtières moins différenciées ; il est tentant d'imaginer, bien qu'il ne s'agisse que de présomptions, que ces Gastéracanthes africaines et malgaches se sont séparées à la suite de l'isolement de Madagascar et qu'ainsi, les *G. versicolor* de cette île forment un peuplement ancien.

Les Gastéracanthes côtières du groupe *sanguinolenta-rhomboidea*, auraient par contre été implantées postérieurement à la séparation de Madagascar, et certaines présentent de grandes ressemblances avec les *G. sanguinolenta* de la côte du Natal.

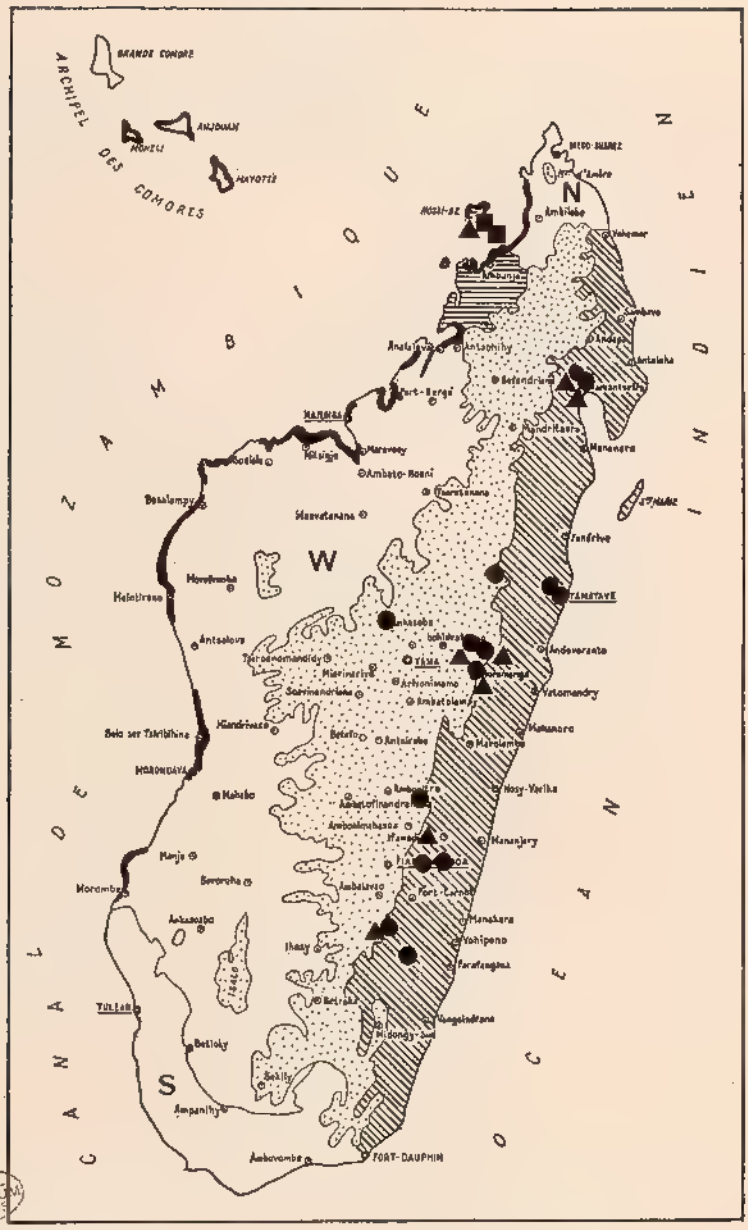
Cette dualité d'origine pourrait s'appliquer aussi aux *Isoxya* malgaches, et elle présente un caractère général selon R. PAULIAN (1961, p. 260) : cet auteur souligne l'opposition, tant en Afrique qu'à Madagascar, d'éléments faunistiques communs, les uns forestiers et liés à la forêt humide, les autres propres aux savanes, aux prairies et aux forêts caducifoliées. Les formes de savane auraient pénétré plus récemment que les formes de pluvisilva à Madagascar, ceci par transport accidentel.

F. *Les impasses de la spéciation insulaire malgache*

Les Gastéracanthes, soit autochtones, soit immigrées, ont évolué sur place par la suite, mais certaines d'entre elles ont peuplé des milieux limites dont elles ne peuvent s'évader. Nous allons envisager le cas des Gastéracanthes de sommets et des espèces de mangrove.

Les *Gasteracantha petersii* E. Simon (*non* KARSCH) et les *G. transversa*

Source : MNHN, Paris


ARCHIPEL DES COMORES
GRANDE COMORE
ANJOUAN
MOHELI
MAYOTTE
CANAL DE MOZAMBIQUE
OCEAN INDIEN
N
W
S
MAHAJANGA
TOLIARA
FORT-DAUPHIN
TAMATAVE
TANA
Ambilobe
Antananarivo
Antsirabe
Fianarantsoa
Morondava
Mananjary
Manakara
Ambatondrazaka
Ambatolampy
Miandrivazo
Betroka
Ambovombe
Ihosy
Ambositra
Andevorante
Vatomandry
Marolambo
Nosy-Varika
Vohipeno
Farafangana
Ambatofinandrahana
Ambohimahasoa
Ambatolaona
Ambatovaky
Antsohihy
Mandritsara
Maintirano
Morombe
Betioky
Sakaraha
Ankazoabo
Ankazomiadana
Ankazomanga
Tsiroanomandidy
Miarinarivo
Soavinandriana
Antananarivo
Ambatolampy
Antsalova
Manja
Malaimbandy
Mahabo
Ampanihy
Ambatondrazaka
Andapa
Antalaha
Sambava
Vohemar
Mananara
Fenoarivo
Tsiroanomandidy
Ambatondrazaka
Ambatolampy
Miandrivazo
Morondava
Tulear
Betroka
Ambovombe
Fort-Dauphin
Ambilobe
Antsohihy
Mahajanga
Tamatave
Tananarive
Fianarantsoa
Antsirabe
Ambositra
Ihosy
Ambatofinandrahana
Ambohimahasoa
Ambatolaona
Ambatovaky
Mananjary
Nosy-Varika
Marolambo
Vatomandry
Andevorante
Fenoarivo
Mananara
Vohemar
Sambava
Andapa
Antalaha
Ambatondrazaka
Mananara
Vohipeno
Farafangana
Betroka
Ampanihy
Ankazoabo
Morombe
Manja
Malaimbandy
Mahabo
Miandrivazo
Ambatolampy
Antsalova
Maintirano
Mandritsara

E. Simon ([62]) sont, nous l'avons vu, des *G. versicolor* qui convergent avec les *G. falcicornis* africaines. La répartition de ces animaux est curieusement discontinue : Montagne d'Ambre, massif de l'Ankarana, massif d'Ambohitsitondrona (Maroantsetra) ; il s'agit dans tous les cas, de localités d'altitude, en massifs forestiers plus ou moins isolés ; l'évolution des *G. versicolor* s'y est faite parallèlement en Afrique et à Madagascar : d'un côté, se sont ainsi différenciés *G. falcicornis* et *G. milvoides*, de l'autre, *G. versicolor avaratrae* et *G. thorelli*. Les exigences de *G. versicolor* à l'égard de l'altitude se trouvent renforcées chez les *G. versicolor avaratrae* qui, ne pouvant plus descendre, se trouvent prises au piège des sommets.

Dans le cas de la mangrove, la limitation n'est plus altitudinale, mais horizontale. L'origine des Gastéracanthes qui y vivent est discutable. Il est vraisemblable, pour deux raisons, que ces Araignées se sont introduites à partir des forêts côtières : il existe d'abord une très grande ressemblance morphologique entre les deux types d'Araignées ; de plus, en de nombreux endroits du Nord et de l'Ouest de l'île, les mangroves, malheureusement non prospectées, sont contiguës à la forêt de l'Ouest ; or ce sont les plus belles de Madagascar et la forêt décidufoliée voisine contient des *G. sanguinolenta andrefanae* ([63]) ; il est logique de penser qu'il y a eu des échanges entre les deux formations.

La présence dans la mangrove d'un îlot corallien (Europa) de Gastéracanthes d'affinités africaines peut faire croire que les *G. sanguinolenta bigoti* malgaches ont été introduites par la mer, puis ont donné les espèces de forêt continentale littorale ; cette hypothèse est peu vraisemblable, car la mangrove est un milieu très spécial à grand nombre de facteurs limitants : les animaux sélectionnés dans de telles conditions conservent peu de possibilités adaptatives ultérieures : loin d'être un milieu pionnier, la mangrove Ouest doit constituer un cul de sac biogéographique.

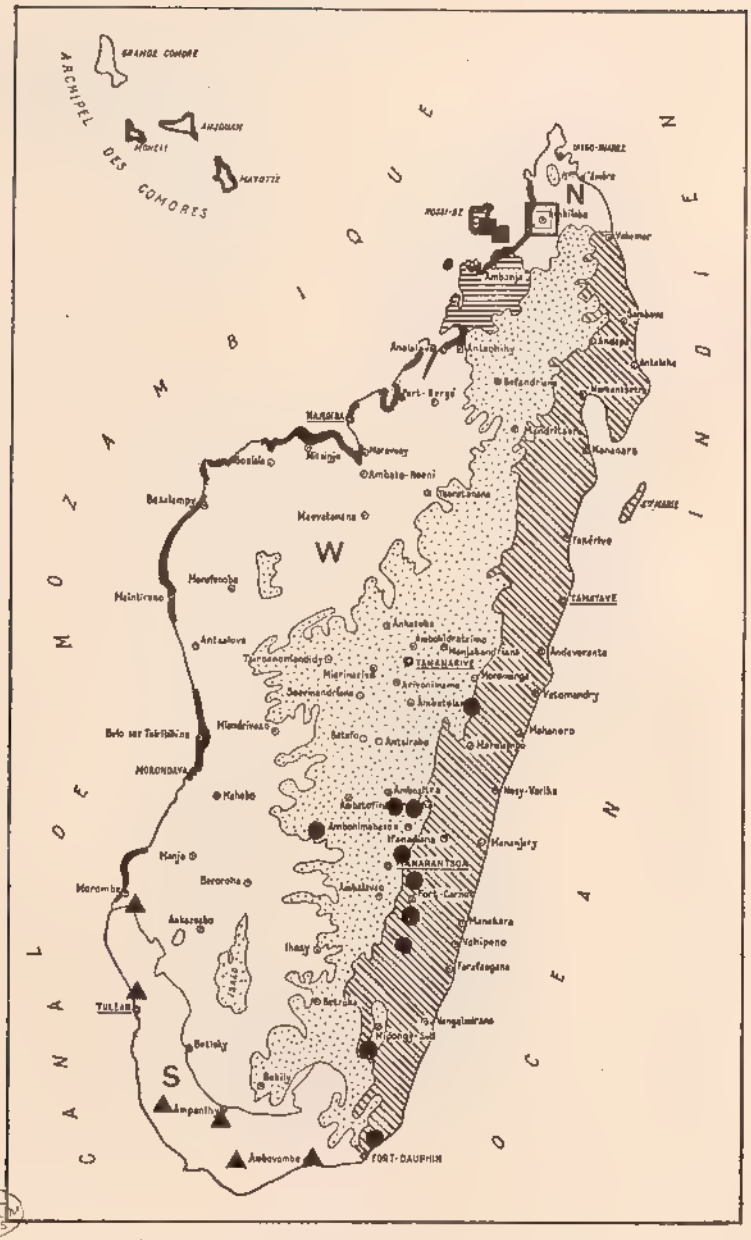
Comment une formation à palétuviers comme celle de Tuléar, qui n'est pas dans cette localité en contact direct avec la forêt de l'Ouest, mais en est séparée par une vaste étendue de bush xérophyte, s'est-t-elle peuplée de Gastéracanthes ? La propagation des Araignées a très bien pu se faire d'une mangrove à la suivante par voie marine, tout le long de ce cordon discontinu qui s'étend sur 1 600 km de la côte Ouest ; le courant du Mozambique peut intervenir : il a une direction générale Nord-Est Sud-Ouest, mais il existe aussi un contre-courant côtier au large des côtes Sud-Ouest de Madagascar ; il faut attribuer beaucoup plus d'importance aux cyclones qui viennent presque tous du Nord-Ouest de l'île et longent généralement

(62) Nom actuel : *G. versicolor avaratrae*.

(63) *Localité à* G. s. andrefanae ; *mangrove attenante*

Ankarafantsika	Mahajamba
Ambercny	Tambohorano
Tsimembo	Belo sur Tsiribina
Maromandia, Miadana,	Sahamalaza, Betsiboka

Source : MNHN, Paris


ARCHIPEL DES COMORES
GRANDE COMORE
ANJOUAN
MOHELI
MAYOTTE
CANAL DE MOZAMBIQUE
OCEAN INDIEN
N
W
S
DIEGO-SUAREZ
Ambanja
Ankaramy
Antsohihy
Befandriana
Mahabo
Mandritsara
Kandana
Ambato-Boeni
Mevatanana
Mamokomba
Mahajanga
Mahabo
Mahajanga
Mahajanga
Mahajanga

la côte Ouest d'un mouvement tournant en se propageant vers le Sud, puis le Sud-Est ; ils peuvent aussi avoir joué un rôle dans l'extension de *G. sanguinolenta andrefanae* en aires discontinues, à moins que cette discontinuité soit plus récente que le peuplement en Araignées.

En 1969, j'ai été amené à considérer que les Gastéracanthes de la mangrove de Tuléar devaient appartenir à une sous-espèce écologique distincte de celle qui vit en forêt caducifoliée, tant sont différentes pour ces Araignées les conditions de vie dans ces deux milieux. L'existence de *G. sanguinolenta bigoti* ([64]), jointe à celle, dans le même biotope, d'un Mollusque nouveau, ont amené L. BIGOT à définir en 1971 la mangrove comme étant un paraclimax halophile caractérisé par l'existence d'une biocénose particulière réalisée principalement à partir de constituants vivant dans d'autres biotopes, mais possédant également des éléments spécialisés.

G. *Origine du peuplement océanique de l'Océan Indien et le problème de l'endémisme*

Les diverses îles de l'Océan Indien (Madagascar exclue) peuvent se grouper en trois catégories biogéographiques :

— Les îles proches de la côte malgache : leur peuplement en Gastéracanthes vient de Madagascar (Sainte-Marie, Nosy Be) ;

— Les îles océaniques, dont il est exclu de penser que le peuplement ait pu se faire autrement que par transport accidentel sur de longues distances (M. LAMOTTE, 1961). On peut distinguer des îles dont le peuplement est d'origine africaine et d'autres dont le peuplement est d'origine indo-pacifique, ou mixte (exemples : dans le premier cas : Séchelles, Farquhar, Europa, Comores ; dans le second cas : La Réunion, Maurice, Rodriguez).

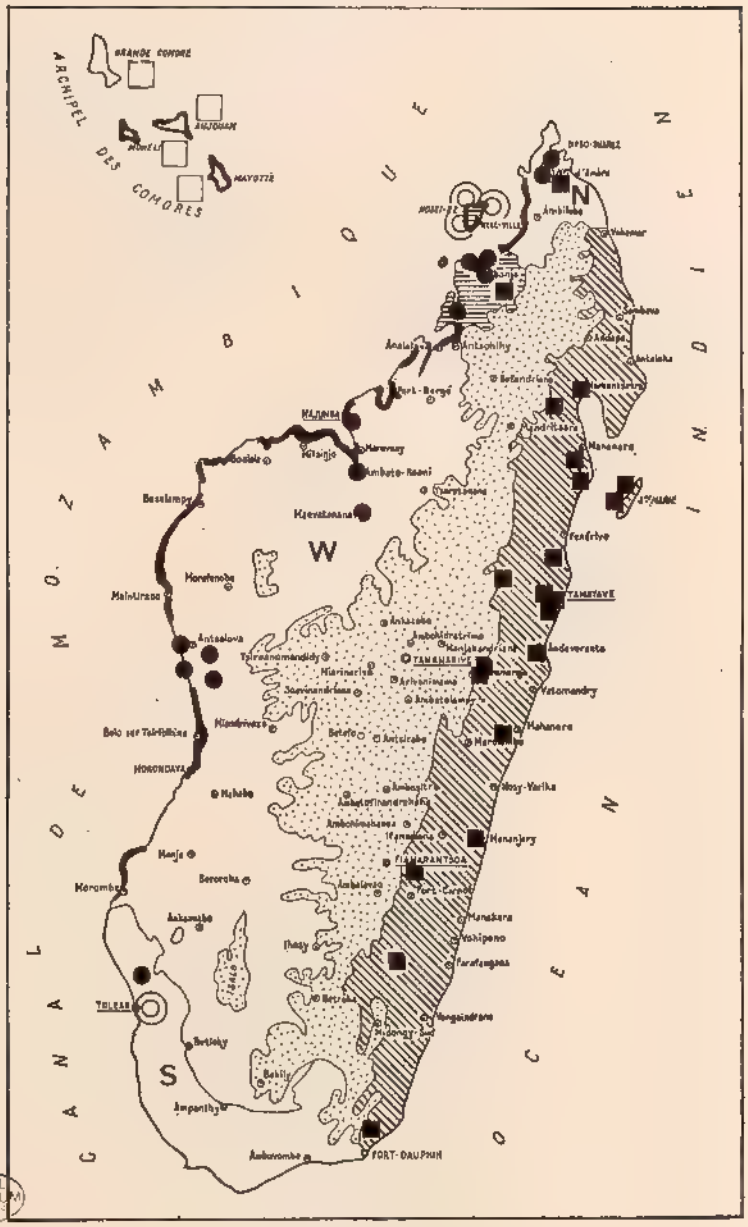
a. INFLUENCES MALGACHES. — Nous avons vu que les Gastéracanthes de l'Ile Sainte-Marie sont des *G. rhomboidea madagascariensis* dont l'introduction est trop récente pour avoir subi des modifications morphologiques par rapport à celles du continent.

Par contre, il règne à Nosy Be un endémisme intense qui est difficile à expliquer pour deux raisons ; la première est que la séparation de cette île volcanique et de la côte serait récente (au Würmien, selon M. BATTISTINI) ; elle serait contemporaine de l'isolement de l'île Sainte-Marie ; de plus, la distance de Nosy Be à la côte est faible : un chenal de 20 km de large ne constitue pas une vraie barrière biogéographique.

En réalité, ce ne sont pas ici l'ancienneté de l'isolement géographique

(64) Il est curieux de constater qu'à l'inverse des autres espèces caractéristiques de cette biocénose, aucune Gastéracanthe n'est signalée de mangroves non malgaches, à l'exception de *Gasteracantha lepida* de Massawa (O. Pickard-CAMBRIDGE, 1870). Il est vrai que la faune aérienne des Palétuviers est encore fort mal connue.

Source : MNHN, Paris



BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 58, répartition des *Gasteracantha* du groupe *sanguinolenta-rhomboidea* à Madagascar et aux Comores,

carrés noirs : localités à *G. rhomboidea madagascariensis*,
carrés blancs : — *G. rhomboidea comorensis*,
points noirs : — *G. sanguinolenta andrefanae*,
disques blancs : — *G. sanguinolenta* de mangroves (*G. s. bigoti*, *G. s. mangrovae*).

Domaines phytogéographiques figurés selon H. HUMBERT ; cf. fig. 56.
Les mangroves sont figurées en noir.

Source : MNHN, Paris

ni son importance qui créent l'endémisme. R. PAULIAN met en jeu l'ampleur de la spéciation et son caractère dynamique ; il constate même, ce qui n'est pas valable pour les Gastéracanthes ([65]), l'existence d'un endémisme entomologique propre de Nosy Komba par rapport à Nosy Be ; les deux îles ne sont pourtant distantes que de quelques centaines de mètres. Des constatations analogues ont été faites par J. VINSON (1950) au sujet de l'île Ronde qui, bien que située seulement à 25 km de l'île Maurice, possède un endémisme qui lui est propre.

On ne sait d'ailleurs pas jusqu'à quel point l'endémisme de Nosy Be ne s'étend pas à l'ensemble du Sambirano.

Les Gastéracanthes endémiques de Nosy Be sont vicariantes d'espèces malgaches : ainsi, *Gasteracantha thorelli*, *G. sanguinolenta mangrovae*, *Madacantha nossibeana*, *Isoxya reuteri* remplacent respectivement *Gasteracantha versicolor*, *G. sanguinolenta bigoti*, *Acrosomoides acrosomoides* et *Isoxya milloti*. Il existe toutefois une Gastéracanthe commune avec la forêt de l'Est : *Augusta glyphica*.

b. INFLUENCES AFRICAINES. — Chaque île océanique a sélectionné une forme endémique, et une seule, à partir de mutations du groupe *sanguinolenta-rhomboidea* ; en voici une récapitulation :

Europa : *G. sanguinolenta legendrei*.
Saint-Pierre, Astove, Farquhar : *G. sanguinolenta insulicola*.
Mahé (Séchelles) : *G. clarki*.
Comores : *G. rhomboidea comorensis*.
Maurice, Rodriguez : *G. rhomboidea rhomboidea*.

L'histoire géologique des îles de l'Océan Indien étant très mal connue, le mécanisme d'implantation des espèces nous échappe partiellement. Ainsi, dans le cas des Comores, le massif, d'origine volcanique, s'est isolé à une époque récente, surtout au Pleistocène. Si l'on en croit R. FURON (1959), il est fort possible que cet archipel soit le dernier témoin du dernier pont mettant Madagascar en communication avec l'Afrique par un chapelet d'îles ; ainsi, *G. rhomboidea comorensis* pourrait être une forme de passage de *G. sanguinolenta* à *G. rhomboidea madagascariensis*. Si l'on en croit maintenant R. PAULIAN (1964), qui se réfère à la composition de l'avifaune et de l'entomofaune de l'archipel, ces îles n'ont pas succédé à des îles plus anciennes, elles n'ont jamais été liées à Madagascar, à l'Afrique ou entre elles ; leur entomofaune est, à parties sensiblement égales, d'affinités endémique, africaine, malgache.

Il paraît fort probable que tous les *Gasteracantha* insulaires ont été introduites par la mer et ont un patrimoine génétique commun, d'origine

(65) La faune de Gastéracanthes de Nosy Komba est identique à celle de Nosy Be (*G. thorelli*, *I. reuteri*, *M. nossibeana*).

Source : MNHN, Paris

BIBL. MUSEUM PARIS

Fig. 59, répartition de *Gasteracantha versicolor* et de *G. thorelli* à Madagascar,
points : localités à *G. versicolor formosa*,
étoile : — *G. versicolor avaratrae*,
triangles : — *G. thorelli*.

Domaines phytogéographiques figurés selon H. HUMBERT ; *cf.* fig. 56.

Source : MNHN, Paris

africaine ; elles représentent autant d'équilibres chromosomiques de populations issues chacune d'un très petit nombre de fondateurs. La variété en est explicable : TH. DOBZHANSKY et O. PAVLOVSKY (1957) ont montré que les équilibres chromosomiques d'un ensemble de populations de *Drosophila pseudo-obscura*, de même effectif, se répartissent sur une gamme d'autant plus étendue que le nombre de fondateurs à l'origine de chaque population est plus faible ([66]).

Certaines de ces populations ne sont pas encore stabilisées, telles les sous-espèces des Comores et des îles situées au Nord de Madagascar ; il est curieux par ailleurs de ne pas observer de différences morphologiques entre les animaux provenant d'Astove, de Providence, de Saint-Pierre, de Farquhar.

L'évolution par tendances indépendantes des Gastéracanthes insulaires rend aléatoire tout découpage systématique franc : il est possible d'aligner de plusieurs manières différentes les diverses formes apparues selon que l'on considère la variation de tel ou tel paramètre opisthosomien, ou celle de l'épigyne, ce dernier critère servant, dans le cadre de cette faune, à séparer les deux espèces affines de Gastéracanthes côtières. Une *Gasteracantha rhomboidea* avec les rapports scutaux de la sous-espèce malgache, l'épigyne et le décor de la sous-espèce mauricienne aurait achevé son évolution spécifique : elle n'existe pas.

c. INFLUENCES ASIATIQUES. — Bien que la répartition des Gastéracanthes asiatiques soit encore mal connue, il ne semble pas que ces animaux aient jamais été introduits à Madagascar ([67]). Par contre, *Thelacantha brevispina*, espèce indo-pacifique, se trouve aux Mascareignes. Il est difficile d'invoquer uniquement un pur « effet de cible » pour expliquer sa répartition. Si la Réunion et Maurice offrent une surface appréciable de côte à l'impact d'émigrants lointains venus de l'Est, Rodriguez a quand même été colonisée malgré sa taille minuscule ; on ne comprend pas alors pourquoi *T. brevispina* n'a pas atteint, à la faveur des cyclones, l'importante côte Nord-Est de Madagascar.

H. *Conclusions*

Les Gastéracanthes de Madagascar constituent une faune d'affinités essentiellement africaines, sans possibilité d'extension vers l'Est. Dans ce continent insulaire, et contrairement à ce qui se passe dans les îles voisines de l'Océan Indien, rien ne vient contrebalancer l'influence de l'Ouest ; certaines espèces d'Afrique manquent, mais sont remplacées par des endé-

(66) Ces fondateurs appartenant évidemment à la même population stable d'origine.
(67) Inversement, on trouverait *G. versicolor* aux Indes.

Source : MNHN, Paris

miques, et il n'existe rien de mieux que de généraliser en citant ici, comme dans mon travail de 1969, la définition classique de R. PAULIAN (1961) :

« Tout se passe comme si la faune malgache n'était pas une faune homogène mais une faune formée à partir d'un nombre très faible de types génériques auxquels une évolution prolongée, dans des conditions écologiques continentales et non insulaires, a permis de prendre certains des traits des faunes continentales. »

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE

ALBIGNAC, R., 1971, 1973. — Mammifères Carnivores, *in* Faune de Madagascar, 36, 209 p., 61 fig., 20 pl. h.-t., *Paris*.

AUBERT DE LA RUE, E., BOURLIÈRE, F., HARROY, J., 1954. — Tropiques. « *Horizons de France* », *Paris*, pp. 1-206.

BATES, H. W., 1863. — The naturalist on the river Amazons. *London*.

BENOIT, P. L. G., 1962 *a*. — Monographie des Araneidae-Gasteracanthinae africains (Araneae). *Ann. Mus. Roy. Afr. centr. Tervuren*, Sér. in-8°, Sc. zool., n° 112, pp. 1-70.

— 1962 *b*. — Addenda à la révision des Araneidae-Gasteracanthinae (Araneae). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, LXVI, 3-4, pp. 370-374.

— 1964. — Nouvelle contribution à la connaissance des *Araneidae-Gasteracanthinae* d'Afrique et de Madagascar. *Publ. Cult. Co. Diam. Ang. Lisboa*, Estudos Diversos (XXVIII), 1965, [n° 69], pp. 41-52 (*publicado em* Separata *em* 4 *de Setembro de* 1964).

BERLAND, L., 1924. — Les Araignées et la paléogéographie. *La Géographie*, XLI, pp. 274-282.

BIGOT, L., 1968. — Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar. 1) : La mangrove. *Ann. Univ. Madagascar*, 6, pp. 1-13.

— 1971. — Ecologie des milieux terrestres salés. *Bull. Soc. Ecol.*, II, (2-3), pp. 99-121.

BONNET, P. 1925. — Sur la ponte des œufs chez *Argiope Bruennichi* Scl. (Aranéide). *Bull. Soc. ent. France*, 4, pp. 51-54.

— 1927. — Etude et considérations sur la fécondité chez les Aranéides. *Mém. Soc. zool. France*, 28 (3), pp. 1-47.

— 1929-1930 *a*. — Les Araignées exotiques en Europe. II. Elevage à Toulouse de la grande Araignée fileuse de Madagascar et considérations sur l'Aranéiculture. *Bull. Soc. zool. France*, 1929, 54, pp. 501-523 ; 1930, 55, pp. 53-77, 118-136.

— 1930 *b*. — La mue, l'autotomie et la régénération chez les Araignées, avec une étude des Dolomèdes d'Europe. *Thèse, Fac. Sci. Toulouse*, pp. 1-464, 7 pl. et *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, pp. 237-700.

— 1957. — Bibliographia araneorum. Tome II, fascicule 2. *Toulouse*, pp. 1927-3026.

BORDAGE, E., 1912. — Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion. *Bull. sci. France Belg.*, 46, pp. 1-100, pl. I-II.

BOUILLON, A., 1957. — Les fonctions du cocon chez l'Araignée *Latrodectus geometricus* C. Koch. *Studia Universitat. « Lovanium », Fac. Sci. Léopoldville*, pp. 1-30.

Source : MNHN, Paris

BREED, A. L., LEVINE, V. D., PEAKALL, D. B., WITT, P. N., 1964. — The fate of the intact orb web of the Spider *Araneus diadematus* Cl. *Behaviour*, 23 (1-2), pp. 43-60.

BUTLER, A. G., 1873. — A monographic list of the species of *Gasteracantha* or Crab-Spiders, with descriptions of new species. *Trans. ent. Soc. London*, pp. 153-180.

— 1879 *a*. — On a small collection of Arachnida from the island of Johanna, with note on Homopterous Insect from the same locality. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (5) 4, pp. 41-44, pl. I.

— 1879 *b*. — On Arachnida from the Mascarene Islands and Madagascar. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 729-734, pl. LVIII.

— 1879 *c*. — Myriapoda and Arachnida, *in* Zoology of Rodriguez. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 168, pp. 497-509.

— 1882. — On some new or little known Spiders from Madagascar. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 763-768, pl. LVII.

CAMBOUÉ, P., 1887. — Aranéides utiles et nuisibles de Madagascar. *Bull. Soc. acclim. France*, (4) 4, pp. 305-314.

CHAMBERLIN, R. V., 1925. — Diagnoses of new american Arachnida. *Bull. Mus. comp. Zoöl.*, 67, pp. 211-248.

CHAREZIEUX, B., 1967. — Comportement de l'Araignée *Nephila madagascariensis* Vinson au moment des chutes de pluie. *Ann. Fac. Sci. Univ. Madagascar*, 5, pp. 117-120.

CHRYSANTHUS, F., 1959. — Spiders from South New Guinea. II. *Nova Guinea*, N. S., 10, pp. 197-206.

— 1960. — Spiders from South New Guinea. III. *Nova Guinea*, N. S., 10, pp. 23-42.

— 1971. — Further notes on the Spiders of New Guinea. I. (Argyopidae). *Zool. Verhand.*, 113, pp. 1-52.

COMSTOCK, J. H., 1912. — The evolution of the webs of Spiders. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 5, pp. 1-10.

COMSTOCK, J. H., GERTSCH W. J., 1948. — The Spider Book. *New York*, pp. 1-729.

COOKE, J. A. L., 1965. — Systematic aspects of the external morphology of *Dysdera crocata* and *Dysdera erythrina* (Araneae, Dysderidae). *Act. Zool.*, XLVI, pp. 41-65.

CROME, W., 1955. — Die Beziehungen zwischen dem dorsalen Zeichnungsmuster und der Metamerie des Spinnenabdomens. II. Die Bedeutung des Zeichnungsmusters und der dorsalen Längsmuskulatur für die Abdomen-segmentierung der Mesothelae, Orthognatha und Labidognatha. Zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Araneen Unterordnungen. *Zool. Jahrb.* (*Syst.*), 83, 6, pp. 541-636.

— 1956. — Kokonbau und Eiablage einiger Kreuzspinnenarten des Genus *Araneus*. *Deuts. ent. Zeits.*, 3, pp. 28-55.

CROME, W., CROME, I., 1961. — Paarung und Eiablage bei *Argyope bruennichi* (Scopoli) auf Grund von Freilandbeobachtungen an zwei Populationen in Spreewald/Mark Brandenburg (Araneae Araneidae). *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 37, pp. 189-252.

Source : MNHN, Paris

DAHL, F., 1914. — Die Gasteracanthen des Berliner Zoologischen Museums und deren geographische Verbreitung. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, 7, pp. 237-301.

— 1921. — Grundlagen einer ökologische Tiergeographie. *Jena*, pp. 1-113.

D'ARCY THOMPSON, W., 1961. — On growth and form. *Cambr. Univ. Press, Cambridge* (G. B.), pp. 1-346.

DERIJARD, R., 1966. — Contribution à l'étude du peuplement des sédiments sablo-vaseux et vaseux intertidaux, compactés ou fixés par la végétation de la région de Tuléar (Madagascar). *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume. Bull., Fr.* (1965), suppl. nº 3, pp. 1-94.

DOBZHANSKY, Th., PAVLOVSKY, O., 1957. — An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution*, XI, nº 3, pp. 311-319.

DOLESCHALL, C. L., 1857. — Bijdrage tot de Kennis der Arachniden van den Indischen Archipel. *Nat. Tidschr. Ned. Ind.*, 13 (3), pp. 399-434, 2 pls.

— 1859. — Tweede Bijdrage tot de Kennis der Arachniden van den Indischen Archipel. *Act. Soc. Sci. Ind. néerl.*, 5, pp. 1-60, pl. 17.

EBERHARD, W. G., 1972. — The web of *Uloborus diversus* (Araneae : Uloboridae). *J. Zool.*, 166, pp. 417-465.

EMERIT, M., 1964. — La trichobothriotaxie et ses variations au cours du développement post-embryonnaire chez l'Araignée *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 258, pp. 4843-4845.

— 1965. — Influence des manipulations lors de la capture sur la mue et la ponte de *Gasteracantha versicolor* (Walckenaer) (Aranéide, Argiopidae). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 260, pp. 5358-5361.

— 1967. — Innervation trichobothriale et axiale de la patte de l'Aranéide *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae). *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 265, pp. 1134-1137.

— 1968 *a*. — Le comportement sexuel d'une Araignée Argiopidae malgache à grand dimorphisme sexuel : *Gasteracantha versicolor* (Walck.). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2) 39 (5), 1967, pp. 898-907.

— 1968 *b*. — Contribution à l'étude de la biologie et du développement de l'Araignée tropicale *Gasteracantha versicolor* (Walck.) (Argiopidae) (Note préliminaire). *Bull. Soc. Zool. France*, 93 (1), pp. 49-68.

— 1969. — Contribution à l'étude des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopidés) de Madagascar et des îles voisines. *Thèse Univ. Montpellier*, pp. 1-434, I-XXIX, 99 pl. Publication en offset.

— 1970 *a*. — A propos de *Gasteracantha nossibeana* Strand, type du nouveau genre Madacantha (Argiopidae) (Un nouveau cas de vicariance malgache). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2) 41 (4), 1969, pp. 842-853.

— 1970 *b*. — Nouveaux apports à la théorie de l'arthrogenèse de l'appendice arachnidien. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2) 41 (6), 1969, pp. 1398-1402.

— 1970 *c*. — Contribution à l'étude de la répartition biogéographique des Gastéracanthes de Madagascar. *C. R. 4e Congr. intern. Arachn. Paris, + Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, (2) 41 suppl. (1), 1969, pp. 196-200.

— 1971. — Vers une phylogénie des Gastéracanthes. *5e Congr. internat. Arachnol. C. I. D. A., Brno*, pp. 117-122.

— 1972. — Le développement des Gastéracanthes (Aranéides, Argiopidae) : une contribution à l'étude de la morphologie de l'appendice aranéidien. *Ann. Mus. Roy. Afr. centr., Tervuren*, sér. in-8º, Sc. zool. 195, pp. 1-103, 4 tabl., 6 pls.

Source : MNHN, Paris

ENGELHARDT, W., 1964. — Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C. L. Koch, 1848 (Aranea, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie. *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 54, 3, pp. 219-392.

FURON, R., 1953. — Notes sur la paléogéographie de Madagascar. *Mém. Soc. Biogéogr.*, (N. S.), 1, pp. 205-216.

— 1959. — La paléogéographie. Payot éd., *Paris*, pp. 1-405, 3 pl.

GERHARDT, U., 1921. — Vergleichende Studien über die Morphologie des männlichen Tasters und die Biologie der Kopulation der Spinnen. Versuche einer zusammenfassenden Darstellung auf Grund eigener Beobachtungen. *Arch. Naturg.*, 87, pp. 78-247, pl. I-III.

GERSTÄCKER, A., 1873. — Arachnoidea. *In* C. VON DER DECKEN, Reisen in Ostrafrica, 3 (2), *Leipzig*, pp. 463-503, pl. XVIII.

GRASSHOFF, M., 1968. — Morphologische Kriterien als Ausdruck von Artgrenzen bei Radnetzspinnen der Subfamilie Araneinae (Arachn., Araneae, Araneidae). *Abh. Senck. naturf. Ges.*, 516, pp. 1-100.

GUÉRIN-MÉNEVILLE, F. E., 1838. — Histoire naturelle des Crustacés, Arachnides et Insectes recueillis dans le voyage autour du monde de la corvette de Sa Majesté, La Coquille, exécuté pendant les années 1822-1825 sous le commandement du Capitaine Duperrey. *Paris*, vol. 2, part. 1, 1832 (1838), pp. 1-319, pl. 1-21.

— 1840. — Gastéracanthes sculptées et de Feisthamel, nouvelles espèces d'Aranéides. *Rev. Zool.*, 1839 (1840), pp. 109-111.

HASSELT, A. W. M. van, 1882 *a*. — Araneae. *In* P. J. WETH, « Midden Sumatra », IV. 3de Aflev. Natuurlijke Historie. Part 11 A, *Leiden*, pp. 1-56, pl. I-V.

— 1882 *b*. — Bewerking eener systematische lijst der Araneïden van Midden-Sumatra dor de heeren Joh. F. Snelleman en A. L. van Hasselt, afdeeling Naturlijke Historie van Midden-Sumatra, Leiden 1880-1881. *Tidschr. Ent.*, 25, pp. CXXII-CXXV.

HICKMAN, V. V., 1967. — Some common tasmanian Spiders. *Tasman. Mus.* edit., pp. 1-112.

HINGSTON, R. W. G., 1927. — Protective devices in Spiders'snares, with a description of seven new species of orb-weawing Spiders. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 259-293.

HIRST, A. S., 1911. — N° XVIII. The Araneae, Opiliones and Pseudoscorpiones. *In* Percy Sladen Trust expedition in the Indian Ocean. *Trans. Linn. Soc. London*, (2) 14, pp. 379-395.

HOLM, A., 1941. — Studien über die Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen. *Zool. Bidr. Uppsala*, 19, pp. 1-214.

HOOG, H. R., 1900. — A contribution to our knowledge of the Spiders of Victoria. *Proc. Roy. Soc. Victoria*, 13, pp. 68-123, pl. XIII-XVII.

HUMBERT, H., 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie. *Année Biol.*, 31 (5-6) pp. 439-448.

KÄRSCH, F., 1878. — Exotisch-araneologisches. *Zeits. gesam. Naturw.*, 51, pp. 323-333, 771-826, pl. IX.

KASTON, B. J., 1964. — The Evolution of Spider webs. *Amer. Zoologist*, 4, pp. 191-207.

— 1966. — Evolution of the web. *Nat. Hist.*, LXXV (4), pp. 26-33.

Source : MNHN, Paris

KEYSERLING, E., 1864. — Beschreibungen neuer und wenig bekannter Arten aus der Familie Orbitelae Latr. oder Epeïridae Sund. *Sitz.-ber. Isis Dresden*, 1863, pp. 63-98, 119-154, pl. I-VII.

— 1881. — Neue Spinnen aus Amerika. II Folge. *Verh. zool.-bot. Ges. Wien*, 30, pp. 547-582, pl. XVI.

KOCH, C. L., 1845. — Die Arachniden. Elfter Band. *Nürnberg*, pp. 1-174, pl. CCCLXI-CCCXCVI.

— 1871. — Die Arachniden Australiens, ..., *Nürnberg*, pp. 1-104.

— 1872. — Die Arachniden Australiens, ..., *Nürnberg*, pp. 105-368.

KOENIG, M., 1951. — Beiträge zur Kenntnis des Netzbaus Orbiteler Spinnen. *Zeits. Tierpsychol.*, 8, pp. 462-492.

KOLOSVARY, G., 1931. — Variations-studien über « *Gasteracantha* » und « *Argyope* » Arten. *Congr. intern. Zool. Padova*, II, + *Arch. zool. ital.*, 16, pp. 1055-1085, pl. XXX.

— 1966. — Le problème de l'adaptation des espèces au milieu. *Rev. Quest. sci. Belg.*, 137, pp. 313-337.

LAMOTTE, M., 1961. — Les mécanismes génétiques à l'origine de la formation des races insulaires. *In* : « Peuplement Iles méditer. Probl. insul. Banyuls-s/mer 1959 », *C. N. R. S., Paris*, pp. 299-311.

— 1966. — Le problème de l'adaptation des espèces au milieu. *Rev. Quest. Sci. Belg.*, 137 (3), pp. 313-337.

LAMY, E. 1902. — Recherches anatomiques sur les trachées des Araignées. *Thèse Fac. Sci. Paris* + *Ann. Sci. nat. Zool.*, (8) 15, pp. 149-280, pl. V-VIII.

LATREILLE, P. A., 1806. — Genera Crustaceorum et Insectorum. *Paris*, 1, pp. 82-127.

— 1819. — Introduction à la géographie générale des Arachnides et des Insectes. Mémoires sur divers sujets de l'Histoire naturelle des Insectes. *Paris*, pp. 166-195.

— 1831. — Cours d'Entomologie ou Histoire naturelle des Crustacés, des Arachnides, des Myriapodes et des Insectes. *Paris*, pp. 1-568.

LEARDI IN AIRAGHI, Z., 1902. — Aracnidi di Mahé e Kandy. *Atti Soc. ital. Sci. nat.*, 40, pp. 345-373.

LEGENDRE, R., 1966 *a*. — Le peuplement de l'île Europa. *In* R. LEGENDRE, Mission scientifique à l'île Europa. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, sér. A, 41 (fasc. unique), pp. 211-229.

— 1966 *b*. — Sur le comportement particulier de certaines Araignées Argiopidae malgaches vis-à-vis de leur toile. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (2) 38 (3) pp. 230-232.

— 1966 *c*. — Arachnides récoltés à l'île Europa en avril 1964, *in* : R. LEGENDRE, Mission scientifique à l'île Europa. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, sér. A, 41 (fasc. unique), pp. 181-184.

LEGENDRE, R., CASSAGNE-MEJEAN, F., 1968. — Le problème de l'existence du continent gondwanien vu par les zoologistes (certitudes et incertitudes). *Ann. Soc. Hortic. Hist. nat. Hérault*, 4 (1967) + 5 (1968) réunis, pp. 1-46.

LE GUELTE, L., 1964. — Instinct et facteurs physiques au cours de la construction de la toile chez *Zilla x-notata* Cl. (Araignées, Argiopidae). *Psychol. Fr.*, (9) 4, pp. 280-286.

Source : MNHN, Paris

— 1966. — Structure de la toile de *Zygiella x-notata* (Araignées, Argiopidae) et facteurs qui régissent le comportement de l'Araignée pendant la construction de la toile. *Thèse. Fac. Sci. Nancy*, pp. 1-77.

LENZ, H., 1886. — Beiträge zur Kenntnis der Spinnenfauna Madagascars. *Zool. Jahrb.*, Syst., 1, pp. 379-408.

— 1891. — Spinnen von Madagascar und Nossi-Bé. *Jahrb. Hamb. wiss. Anst.*, 9, pp. 163-181, pl. I-II.

LEVI, H. W., 1965. — Techniques for the study of spider genitalia. *Psyche*, pp. 152-158.

— 1967. — Adaptations of respiratory systems of Spiders. *Evolution*, 21, (3), pp. 571-583.

— 1968. — The spider genera *Gea* and *Argiope* in America (Araneae : Araneidae). *Bull. Mus. comp. Zool.*, (136), 9, pp. 319-352.

MAC COOK, H. C., 1889 à 1894. — American Spiders and their spinning work. *Philadelphia*, 1889, vol. 1, pp. 1-373. 1890, vol. 2, pp. 1-480. 1894, vol. 3, pp. 1-285, pl. I-XXX.

MASCORD, R. E., 1966 *a*. — The mating behaviour of *Gasteracantha minax* Thorell 1859 (Araneida, Argiopidae). *Journ. entom. Soc. Australia, N. S. W.*, 3, pp. 44-47.

— 1966 *b*. — Melanism in some australian Araneida. *Journ. ent. Soc. Australia, N. S. W.*, 3, pp. 3-4.

MAYER, G., 1953. — Untersuchungen über Herstellung und Strucktur des Radnetzes von *Aranea diadema* und *Zilla x-notata* mit besonderer Berücksichtigung des Unterschiedes von Jugend-und Altersnetzen. *Zeits. Tierpsychol.*, (9) 3, pp. 337-362.

MILLOT, J., 1948. — Revue générale des Arachnides de Madagascar. *Mém. Inst. Sci. Madag.*, (A) I (2), pp. 137-155.

— 1949. — Ordre des Aranéides. *In* P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, *Paris*, VI, pp. 589-743.

— 1952. — La faune malgache et le mythe gondwanien. *Mém. Inst. Sci. Madag.*, sér. A, VII, 1, pp. 1-36.

MONTGOMERY Jr., Th. H., 1903. — Studies on the habits of Spiders, particulary those of the mating period. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, 55, pp. 59-149, pl. IV-V.

NEMENZ, H., 1963. — Die Kutikula und Kutikulstrukturen von *Gasteracantha cancriformis* (Lin., 1758) (Araneae Araneidae, Gasteracanthinae). *Zeits. wiss. Zool.*, 169, pp. 82-119.

PAULIAN, R., 1961. — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *In* : Faune de Madagascar, *I. R. S. M., Tananarive*, XIII, pp. 1-484.

— 1964. — Composition et origine de l'entomofaune comorienne. *Bull. Soc. ent. France*, 69 (7-8), pp. 167-173.

— 1972. — La position de Madagascar dans le double problème du peuplement animal et des translations continentales. *17e Congr. internat. Zool.*, Monte Carlo, 1972, 23 pp.

PAVESI, P., 1883. — Studi sugli Aracnidi africani. III. Aracnidi del regno di Scioa e considerazioni sull' aracnofauna d'Abissinia. *Ann. Mus. civ. Stor. Nat. Genova*, 20, pp. 5-105 + *Mem. Soc. geogr. ital.*, 2, pp. 1-103.

Source : MNHN, Paris

PECKHAM, E. G., 1889. — Protective resemblances in Spiders. *Occ. Pap. nat. Hist. Soc. Wisc.*, 1, pp. 61-113.

PERRIER DE LA BÂTHIE, H., 1921. — La végétation malgache. *Ann. Mus. colon. Marseille*, (3) 9, pp. 1-226.

— 1936. — Biogéographie des plantes de Madagascar. *Paris*, pp. 1-156.

PERTY, M., 1833. — Arachnides Brasilienses. *In* J. B. DE SPIX & F. P. MARTIUS, *Monachii*, pp. 191-209, pl. XXXVIII-XXXIX.

PETERS, H. M., 1953 *a*. — Weitere Untersuchungen über den strukturellen Aufbau des Radnetzes der Spinnen. *Zeits. Naturw.*, 8 B, pp. 355-370.

— 1953 *b*. — Beiträge zur vergleichenden Ethologie und Okologie tropischer Webespinnen. *Zeits. Morph. Okol. Tiere*, 42, pp. 278-306.

— 1954. — Estudios adicionales sobre la estructura de la red concentrica de las Arañas. *Communic. Instit. trop. Investig. cientif. Univ. El Salvador*, (3) 1, pp. 1-18.

— 1955. — Contribuciones sobre la etologia y ecologia comparada de las Arañas tejedoras tropicales. *Communic. Instit. trop. Investig. cientif. Univ. El Salvador*, (4) 1/2, pp. 37-46.

PETIVER, J., 1702. — Gazophylacii naturae et artis. Decas I, II, III, IV, V. *London*, pp. 1-96, pl. I-L.

Pickard CAMBRIDGE O., 1870. — Notes on a collection of Arachnida made by J. K. Lord, Esq., in the peninsula of Sinai and on the african borders of the Red Sea. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 818-823, 1 pl.

— 1871. — Notes on some Arachnida collected by Cuthbert Collingwood, Esq., M. D., during rambles in the China Sea, etc. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 617-622, pl. XLIX.

— 1877. — On some new genera and species of Araneida. *Ann. Mag. nat. Hist. London*, (4) 20, pp. 26-39, pl. VI-VII.

— 1879. — On some new and little known species of Araneida, with remarks on the genus Gasteracantha. *Proc. zool. Soc. London*, pp. 279-293, pl. XXVI-XXVII.

— 1898. — Arachnida. *In* F. DIXEY, Mal. BURR & O. Pickard CAMBRIDGE, On a collection of Insects and Arachnids made by Mr. E. N. Bennett in Socotra... *Proc. zool. Soc. London*, pp. 387-391, pl. XXXI.

POCOCK, R. I., 1898. — The Arachnida from the regions of lakes Nyasa and Tanganyika contained in the collections of the British Museum. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7) 2, pp. 429-448.

— 1900. — Some new Arachnida from Cape Colony. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (7) 6, pp. 316-333.

QUATREMERE DISJONVAL, D. B., 1797. — de l'Aranéologie..., *Paris*, an V, pp. 1-164.

RABAUD, E., 1919. — L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. *Bull. biol. France Belg.*, 53, pp. 1-149.

RAVET, J., 1953. — Notice sur la climatologie de Madagascar et des Comores. *Mém. I. R. S. M.*, (D) IV (1), pp. 301-336 + *Mém. Soc. Biogéogr.*, (N. S.) 1, pp. 301-336.

ROEWER, F., 1942. — Katalog der Araneen. *Bremen*.

Source : MNHN, Paris

SAITO, S., 1933. — Notes on the Spiders from Formosa. *Trans. Sapporo nat. hist. Soc.*, 13 (1), pp. 32-61, 1 pl.

SIMON, E., 1864. — Histoire naturelle des Araignées. *Paris*, pp. 1-540.

— 1874. — Les Arachnides de France. *Paris*, 1, IV, pp. 1-272, pl. I-III.

— 1881. — Descriptions d'Arachnides nouveaux d'Afrique. *Bull. Soc. zool. France*, 6, pp. 1-15.

— 1885. — Arachnides recueillis par M. Weyers à Sumatra. Premier envoi. *Ann. Soc. ent. Belg.*, 29, C. R., pp. XXX-XXXIX.

— 1887. — Etudes arachnologiques. 19e mémoire. XXVII. Arachnides recueillis à Assinie (Afrique occidentale) par MM. Chaper et Alluaud. *Ann. Soc. ent. France*, (6) 7, pp. 261-276, pl. X.

— 1890. — Etudes arachnologiques. 22e mémoire. XXXIV. Etude sur les Arachnides de l'Yemen. *Ann. Soc. ent. France*, (6) 10, pp. 77-124.

— 1895. — Histoire naturelle des Araignées. *Paris*, I, pp. 1-1084.

— 1904. — Etude sur les Arachnides recueillis au cours de la mission Du Bourg de Bozas en Afrique. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 7, pp. 442-448.

SOKAL, R., 1965. — Statistical methods in systematics. *Biol. Rev. G. B.*, 40, pp. 337-391.

STOLICZKA, F., 1869. — Contribution towards the knowledge of Indian Arachnoidea. *Journ. asiat. Soc. Beng.*, 38 (2), pp. 201-251, pl. 18-20.

STRAND, E., 1907 *a*. — Afrikanische Spinnen (exkl. Avicularliiden) hauptsächlich aus dem Kapland. *Zool. Jahrb., Syst.*, 25, pp. 557-731.

— 1907 *b*. — Diagnosen neuer Spinnen aus Madagascar und Sansibar. *Zool. Anz.*, 31 pp. 725-748.

— 1908. — Arachniden aus Madagaskar, gesammelt von Herr Walter Kaudern. *Zool. Jahrb., Syst.*, 26, pp. 453-488.

— 1916 *a*. — Arachnologica varia. I. IX. *Arch. Naturg.*, 81, A (12), pp. 112-123.

— 1916 *b*. — Systematische-faunistische Studien über paläarktische, afrikanische und amerikanische Spinnen des senckenbergischen Museums. *Arch. Naturg.*, 81, A (9), pp. 1-153.

THORELL, T., 1859. — Nya exotiska Epeirider. *Öfvers. kongl. Vet. Akad. Förh.*, 16, pp. 299-304.

— 1878. — Studi sui Ragni Malesi e Papuani. Part II. Ragni di Amboina raccolti dal Prof. O. Beccari. *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova*, 13, pp. 1-317.

— 1890. — Studi sui Ragni Malesi e Papuani. Part IV-I. *Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova*, (2) 8, pp. 1-419.

— 1899. — Araneae Camerunenses. *Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl.*, 25 (1), pp. 1-105.

TURK, F. A., 1964. — Form, size, macromutation and orthogenesis in the Arachnids : an essay. *Ann. Natal. Mus.*, 16, pp. 236-255.

URBAIN FAUBLEE, M., 1963. — L'art malgache. *Paris*, pp. 1-141.

Source : MNHN, Paris

VACHON, M., 1953. — Commentaires à propos de la distinction des stades et des phases du développement post-embryonnaire des Araignées. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 25, pp. 294-297.

— 1957. — Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Araignées. Première note : Généralités et nomenclature des stades. *Bull. Soc. zool. France*, 82, pp. 337-354.

VIETTE, P., 1963. — Noctuelles trifides de Madagascar, écologie, biogéographie, morphologie et taxonomie (Lep.) [1re partie]. *Ann. Soc. ent. France*, 131, (1962), pp. 1-294.

VINSON, A., 1862. — Description d'une nouvelle espèce d'Arachnide appartenant à la faune de Madagascar. *Rev. Mag. Zool.*, (2) 14, pp. 371-373, pl. XVI.

— 1863. — Aranéides des îles de la Réunion, Maurice et Madagascar. *Paris*, pp. I-CXX, 1-337, 14 pls.

VINSON, J., 1950. — L'île ronde et l'île aux serpents. *Proc. Soc. Arts Sci. Mauritius*, pp. 32-52.

WALCKENAER, C. A., 1805. — Tableau des Aranéides ou caractères essentiels des tribus, genres, familles et races que renferme le genre Aranea de Linné,... *Paris*, pp. I-XII, 1-88, 1 tabl., 9 pls.

— 1841. — Histoire naturelle des Insectes. Aptères. *Paris*, II, pp. 1-549.

WIEHLE, H., 1967. — Meta, eine semientelegyne Gattung der Araneae (Arach.). *Senck. Biol.*, 48 (3), pp. 183-196.

WITT, P. N., BAUM, R., 1960. — Changes in orb webs of Spiders during growth (*Araneus diadematus* Clerck and *Neoscona vertebrata* Mc. Cook). *Behaviour, Netherl.*, 16, 3-4, pp. 309-318.

WITT, P. N., REED, Ch. F., PEAKALL, D. B., 1968. — A. Spider's web. Problems in regulatory biology. *Berlin, Heidelberg, New-York*, pp. 1-107.

YAGINUMA, T., 1960. — Spiders of Japan in colour. *Osaka*, 1960 (rééd. 1968), pp. 1-197.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

PLANCHE 1

A. *Madacantha* (*Gasteracantha*) *nossibeana*, Holotype de E. STRAND.

B. Mâle adulte de *Madacantha nossibeana*
(*CEM 2511*, Nosy Be (Lokobe), *M. Emerit*, 3.VI.1965).

C. *Isoxya cowani*
(femelle adulte, *CEM 2661*, Karianga (Farafangana), *J. Millot*).

D. *Isoxya reuleri*
(femelle adulte, *CEM 2672*, Nosy Be (Lokobe), *R. Legendre*, V. 1960).

E. Mâle adulte d'*Isoxya reuleri*
(même échelle que D) (*CEM 2523*, même référence que *CEM 2511*).

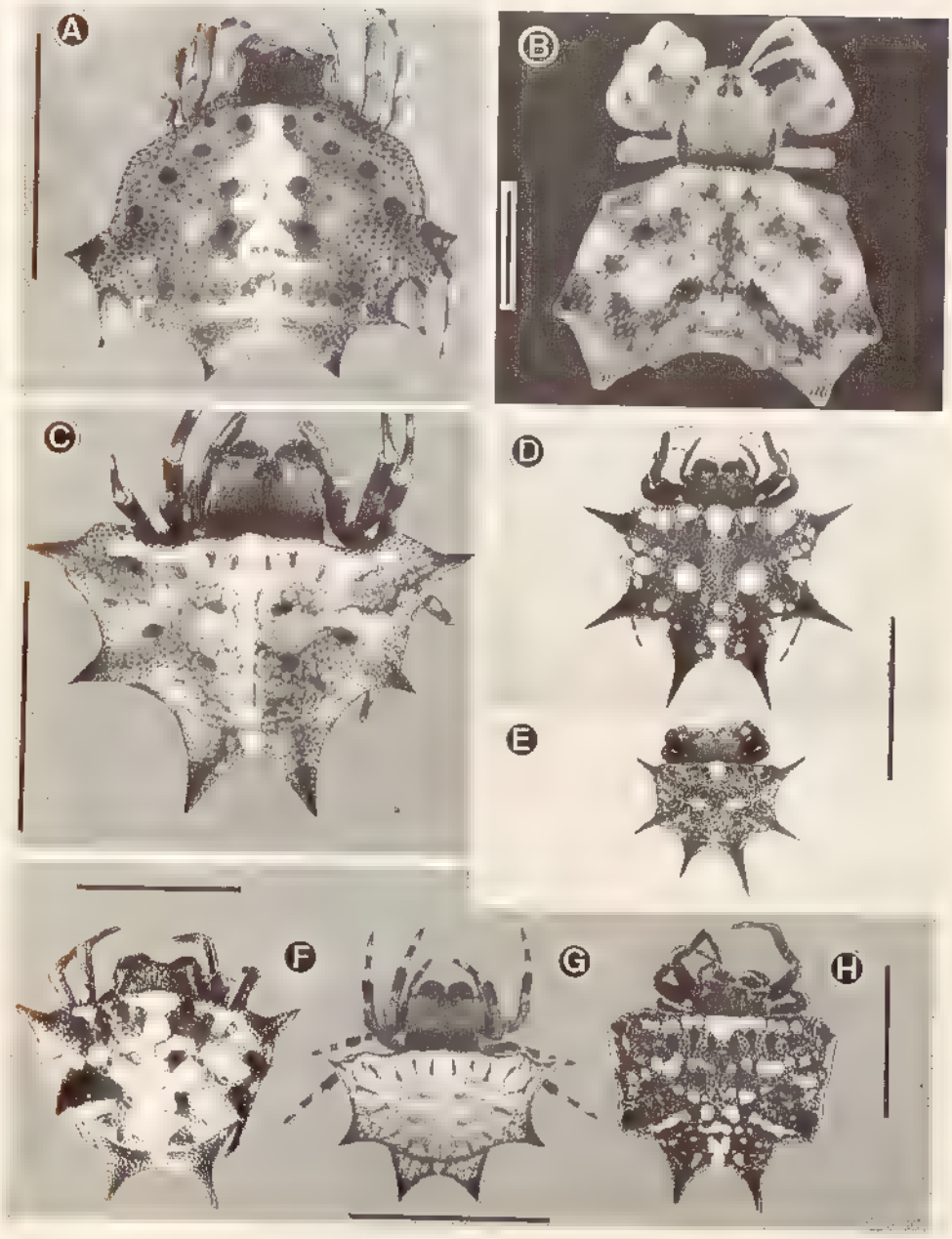
F. *Isoxya cowani*, forme mélanique
(femelle adulte, *CEM 2806*, forêt de Bevanana, altitude 500 m, *J. Millot*, IV).

G. *Isoxya mahafalensis*
(femelle immature, forme à sigilles allongés, *CEM 1819*, Ankazoabo — route de Tuléar, *J. Elie*, 1.II.1963).

H. *Isoxya milloti*
(femelle adulte, *CEM 2802*, *MNHN*, 18-1966 (p. p.), massif de l'Ankarana, km 104, sur toile, *J. Millot*, 6.I).

(les segments d'échelle représentent 1 mm pour la figure B ; 5 mm pour les autres figures)

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 2

Dimorphisme sexuel chez les Gastéracanthes malgaches

A. *Gasteracantha thorelli.*

B. *Augusta glyphica.*

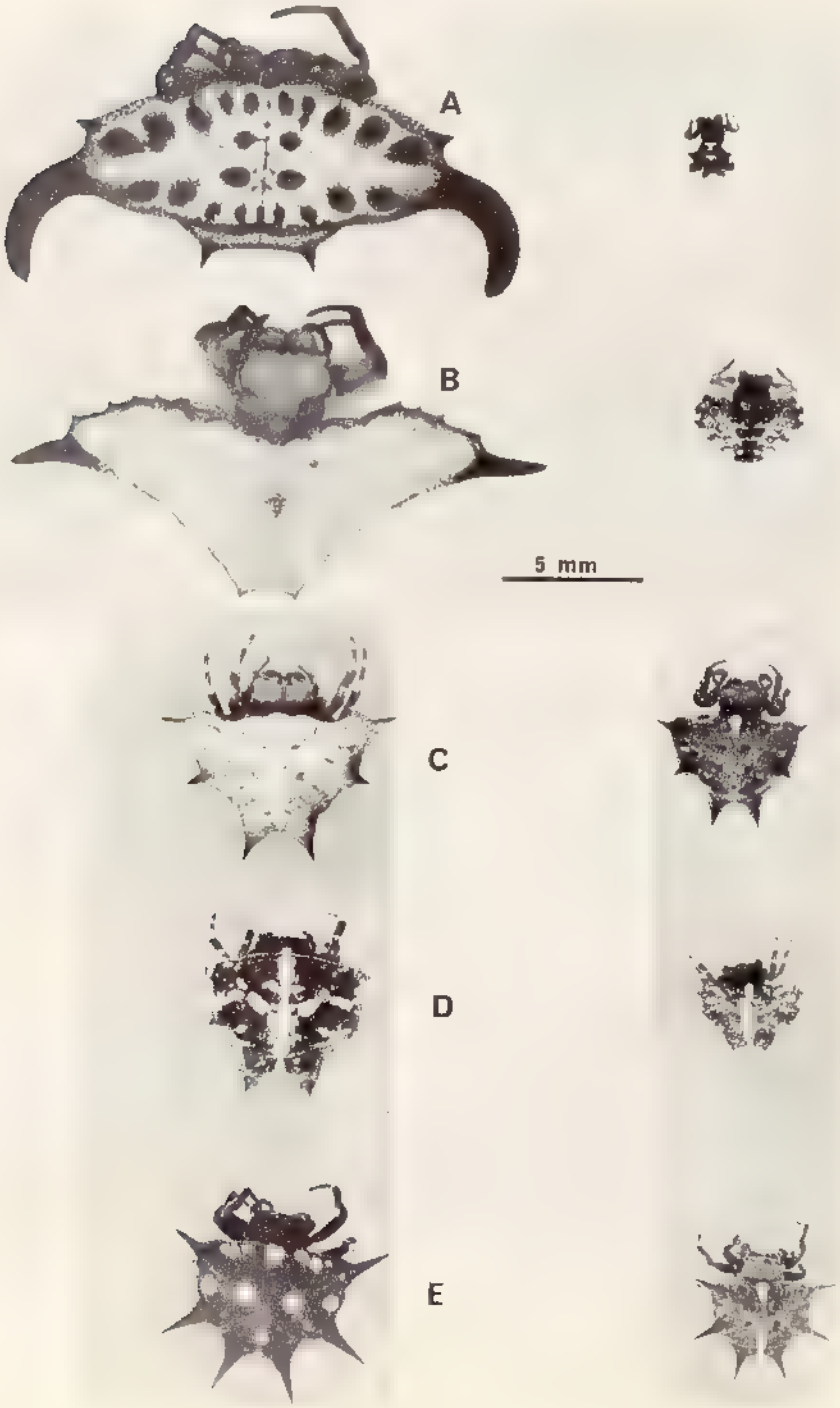
C. *Isoxya cowani.*

D. *Isoxya mahafalensis.*

E. *Isoxya reuteri.*

Femelles à gauche, mâles à droite, à la même échelle. Animaux adultes (sauf *I. cowani* mâle : sub-mature).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 3

A. *Gasteracantha versicolor formosa* (*CEM 2182-1*, Tolongoina, route d'Ifanadina, Fort-Carnot, *Ch. Blanc*, 18.V.1964).

B. *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* (*CEM 2069*, bord du lac d'Ampaha, Diégo-Suarez, *Y. Thérézien*, IV.1959).

C. *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* (*CEM 2182*, Forêt de Seranambe, Mananara, *A. Peyrieras*, XI.1963).

D. *Gasteracantha sanguinolenta mangrovae* (*CEM 2494*, mangrove, km 5 route de Dzamandjar, Nosy Be ; *M. Emerit*, 4.VI.1965).

E. *Gasteracantha rhomboidea comorensis* (*CEM 2556*, Itsandra, Moroni, Grande Comore, sur cocotiers et cycas, *Mme S. Vuillemin*, 27.XII.1965).

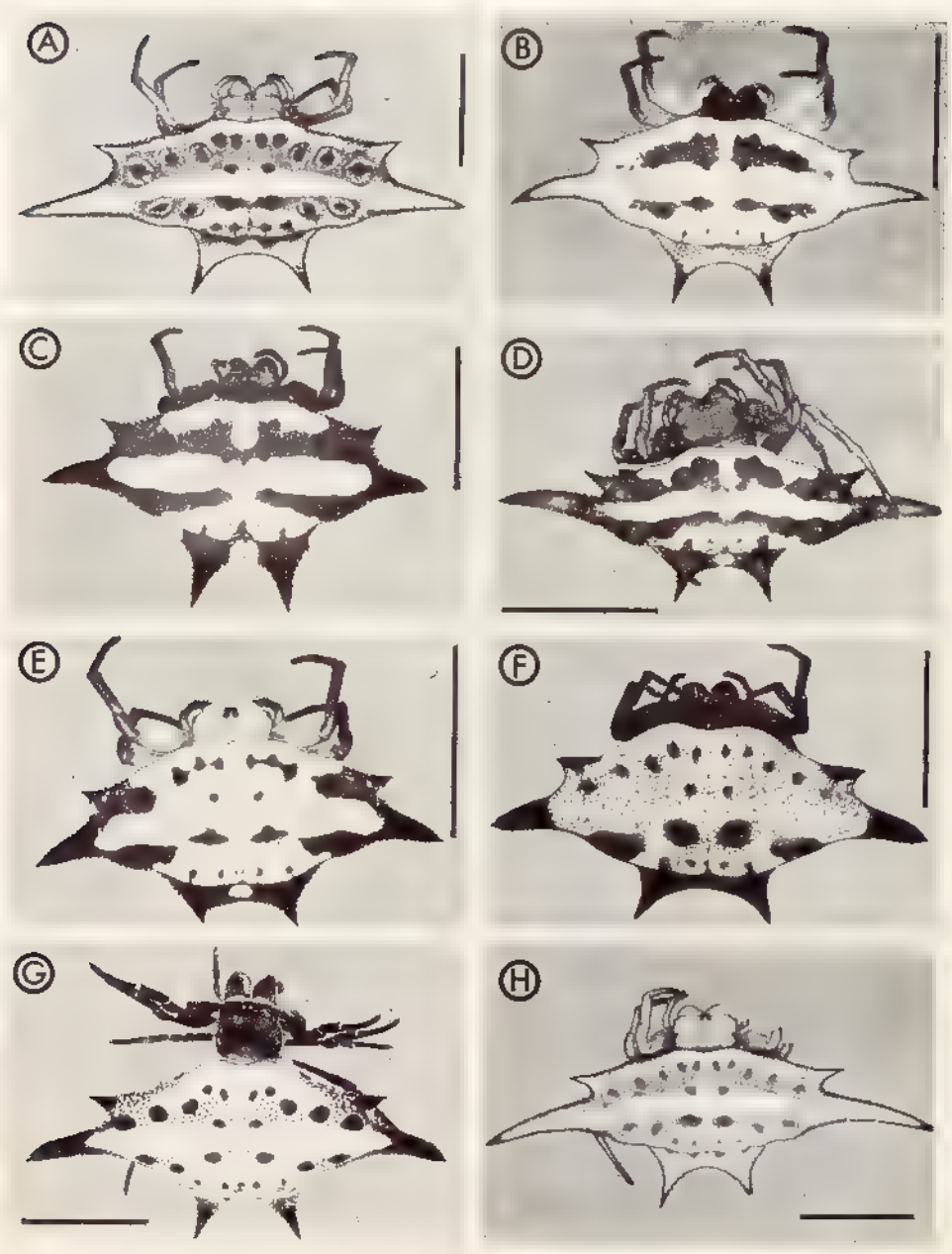
F. *Gasteracantha rhomboidea rhomboidea* (*MCZ*, Cdt. PICKE coll., île Maurice).

G. *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* (*CEM 2138*, Montagne d'Ambre, *Y. Thérézien*, IV.1959).

H. *Gasteracantha versicolor* de la Côte Est (*CEM 2020*, forêt de Seranambe, Mananara, *A. Peyrieras*, XI.1963).

(femelles adultes ; segments d'échelle représentant 5 mm).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 4

A. Mâles adultes inédits de *Gasteracantha* malgaches.

A gauche : *G. rhomboidea madagascariensis* (*CEM 2131-1*, Côte Est, Tamatave, *Bosshardt*).

Au centre : *G. sanguinolenta bigoti* (*CEM 2358-1*, mangrove au Sud de Tuléar, *M. Emerit*, 15.IV.1965).

A droite : *G. thorelli* (*CEM 2519-1*, Nosy Be, forêt de Lokobe, *M. Emerit*, 3-5.VI.1965).

B. *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* du Sambirano (*CEM 2362-1*, Ampanasy Marovatoantsavoka, canton de Marovato, Ambanja, 800 m d'altitude, *P. Soga*, 28.VI.1964).

C. *Gasteracantha sanguinolenta andrefanae* (*CEM 2037*, Côte Ouest, région de Morondava, *Ch. Domergue*, IX.1960).

D. *Gasteracantha sanguinolenta bigoti* (*CEM 2358-2*, mangrove au Sud de Tuléar, *M. Emerit*, 15.VI.1965).

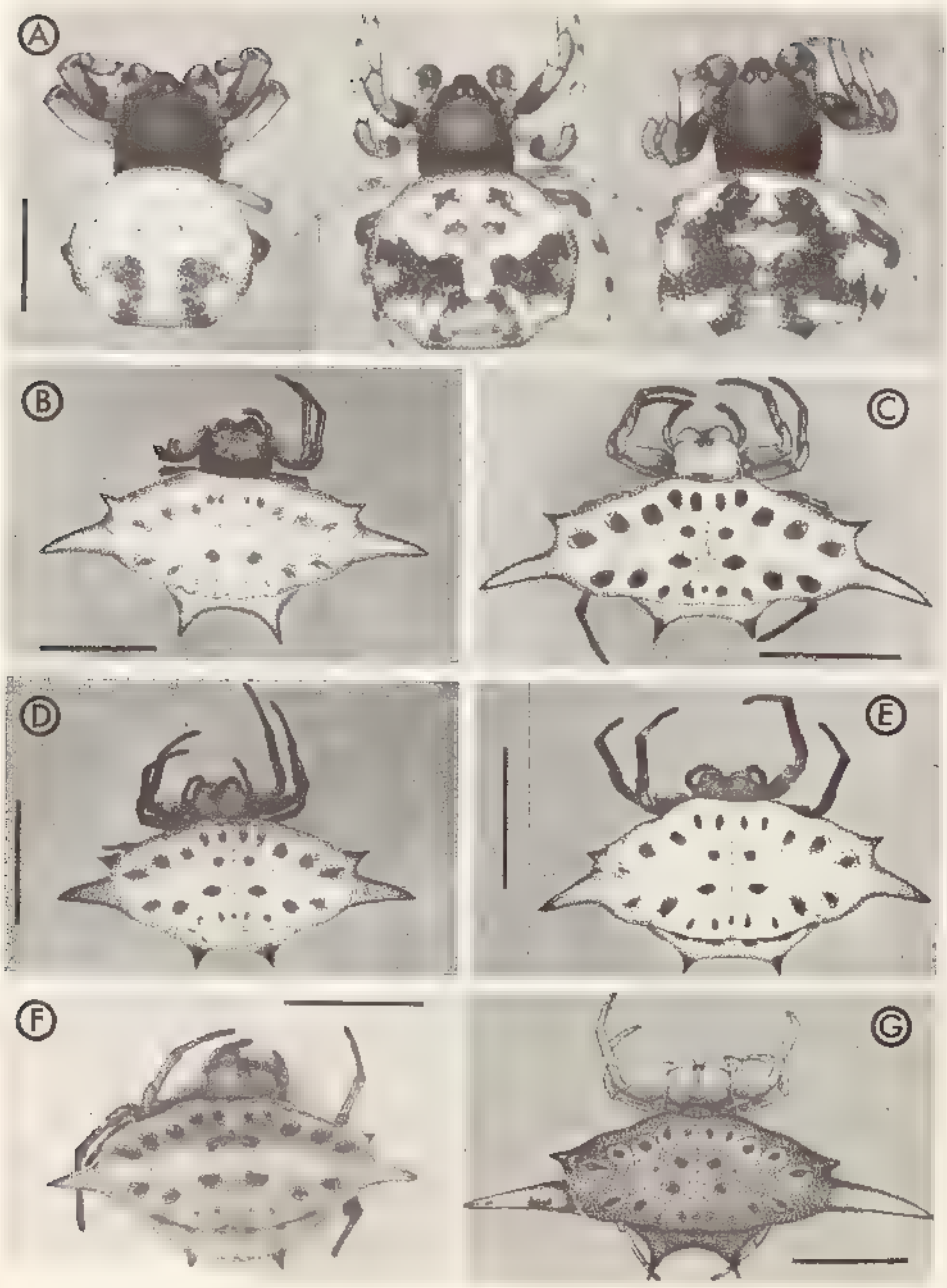
E. *Gasteracantha sanguinolenta legendrei* (*CEM 2559-1*, île Europa, *R. Legendre*, IV.1964).

F. *Gasteracantha sanguinolenta insulicola* (*CEM 2671*, *BMNH* 10-5-1,1-2-10-05 (p.p.) Saint-Pierre, *Percy Sladen Trust expedition*, 1905).

G. *Gasteracantha versicolor formosa* (*CEM 1818-1*, route de Fianarantsoa à Ranohira, massif de l'Isalo, *R. Malzy*, 27.XI.1963).

(femelles adultes ; segments d'échelle représentant 1 mm pour la figure A, 5 mm pour les autres figures).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 5

A. Coupe médio-sagittale épaisse dans un opisthosoma de *Gasteracantha versicolor*, observée en lumière polarisée incidente, et montrant les rapports entre musculature et sigilles.

a : muscle dorsal du sigille 1,
b : muscle latéro-cardiaque (sigille 11),
c : muscle dorso-ventral (sigille 12),
d : deuxième muscle dorso-ventral (sigille 9),
e : muscle dorsal,
p : pédicule ; ep : épigyne ; t : tubercule génital ; f : filières.

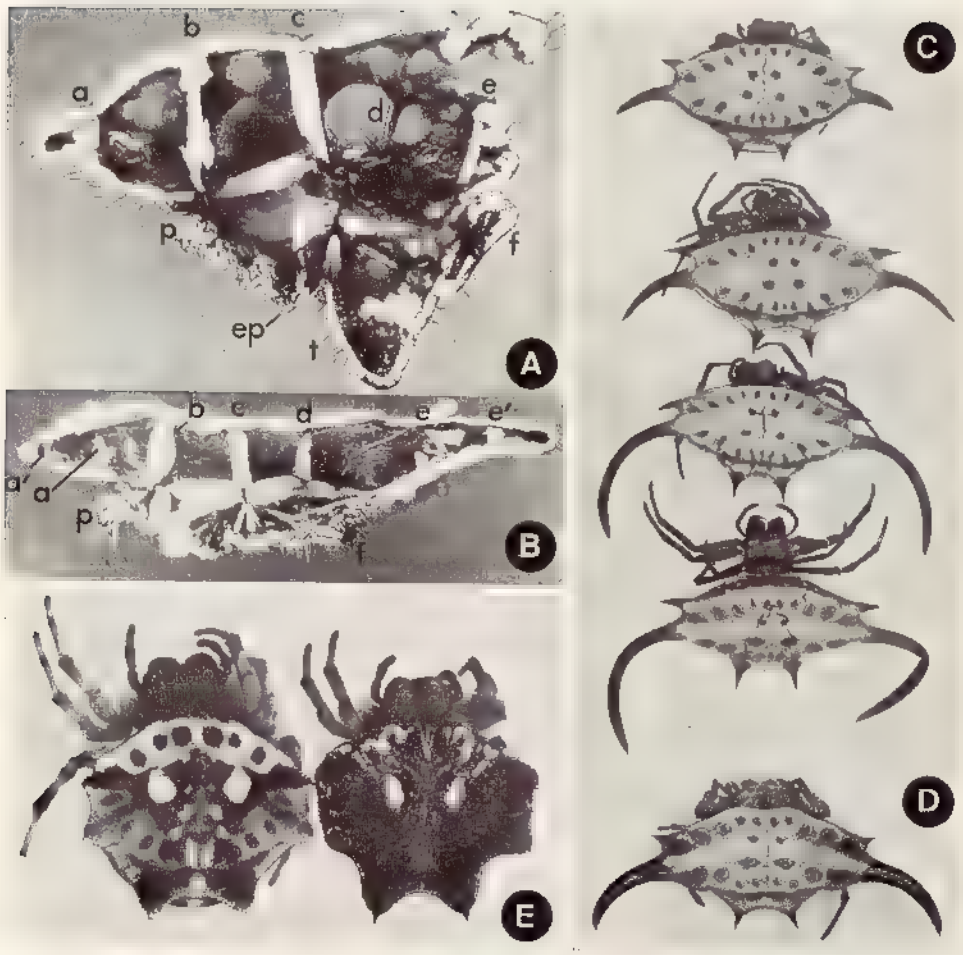
B. Coupe médio-sagittale épaisse dans un opisthosoma d'*Augusta glyphica*, observée dans les mêmes conditions que A. Mêmes légendes. *a'*, *e'* : muscles dorsaux correspondant à des rangs de sigilles dorsaux supplémentaires.

C. Variabilité de la longueur des épines opisthosomiennes au sein d'un même échantillon d'une Gastéracanthe africaine (*Gasteracantha falcicornis*) (*CEM 2958-1 à 4*, *MNHN* 440-1887, « Zanguebar », *Père Leroy*).

D. *Gasteracantha versicolor avaratrae* (*CEM 2935*, *MNHN* 12394, Diégo-Suarez, *Ch. Alluaud*).

E. Variabilité du décor chez *Thelacantha brevispina* (à gauche, de l'île Farquhar, *BMNH* 1-2-10-05, *Percy Sladen Trust Expedition*, 10.V.1901 ; à droite, de la Réunion, *CEM 2562-1*, *Mme S. Vuillemin*, XI. 1963).
(A, B, C, D, E : femelles adultes).

Source : MNHN, Paris



MUS M PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 6

Phénomènes de mélanisation chez les mâles de Gastéracanthes

Acrosomoides acrosomoides :

A. Forme mélanique (*CEM 2777-1*, Ambohitantely, *M. Emerit*, 9.IV.1967).

B. Forme semi-mélanique (*CEM 2807-1*, Ambohisaima, *J. Millot*, janvier).

C. Forme claire (*CEM 1955-1*, Moramanga, *M. Emerit*, 1.III.1964).

Gasteracantha versicolor formosa :

D. Forme mélanique (*CEM 2034-1-4*, Ambohimanga (sans nom de collecteur), II.1947).

E. Forme semi-mélanique (*CEM 2034-1-1*, même station).

F. Forme claire (*CEM 2034-1-2*, même station).

G. Forme semi-mélanique montrant deux taches mélaniques autour des sigilles s_{12} (*CEM 2034-1-6*, même station).

Augusta glyphica :

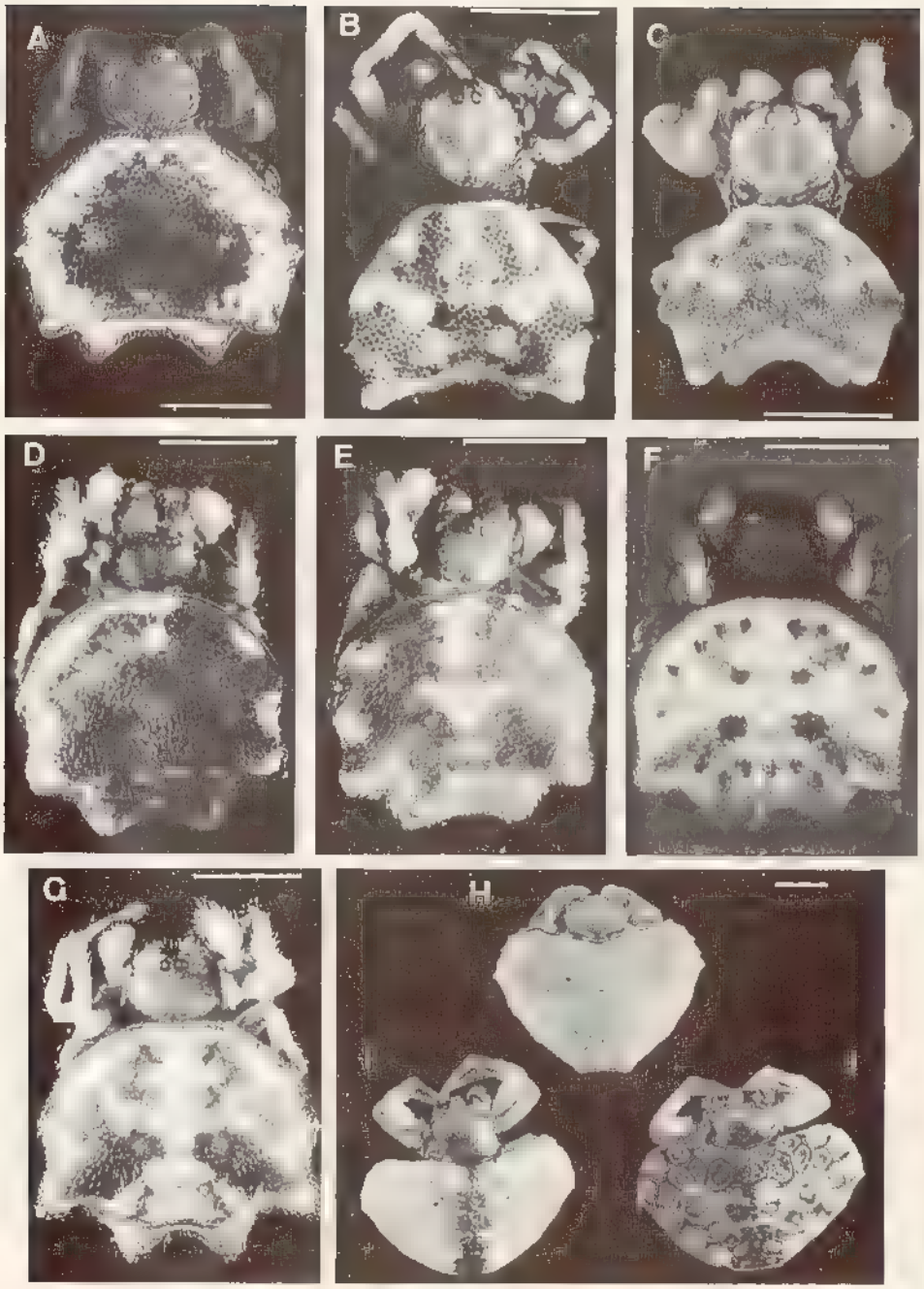
H. Forme claire (*CEM 2106-2*, Périnet, *R. Legendre*, 28.XII.1959).

I. Forme semi-mélanique (*CEM 2808*, forêt du col d'Ivohibe, *J. Millot*, XI.1950).

J. Forme mélanique (*CEM 2785-1*, Périnet, *R. Legendre*, II.1967).

mâles A, B, C, I, J, adultes ; mâles D, E, F, G, H, sub-adultes ; segments d'échelle représentant 1 mm).

Source : MNHN, Paris



MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 7

Variations pigmentaires chez les Gastéracanthes malgaches

Augusta glyphica :

A. Forme mélanique (*CEM 1967*, Périnet, *M. Emerit*, 2.III.1964).

B. Forme claire (*CEM 2805*, forêt de Beanana, *J. Millot*, avril).

Gasteracantha versicolor formosa :

C. Forme mélanique (*CEM 1952-2*, Périnet, *M. Emerit*, 1.III.1964).

D. Forme claire (*CEM 1952-3*, même origine).

E. Décor de l'opisthosoma uniformément clair par accumulation de guanine (*CEM 1491*, Angavokely, *M. Emerit*, 6.V.1962).

F. Assombrissement général du décor.

G. Décor à deux bandes jaunes partant des sigilles médians (*CEM 1921*, Angavokely, *M. Emerit*, 31.I.1964).

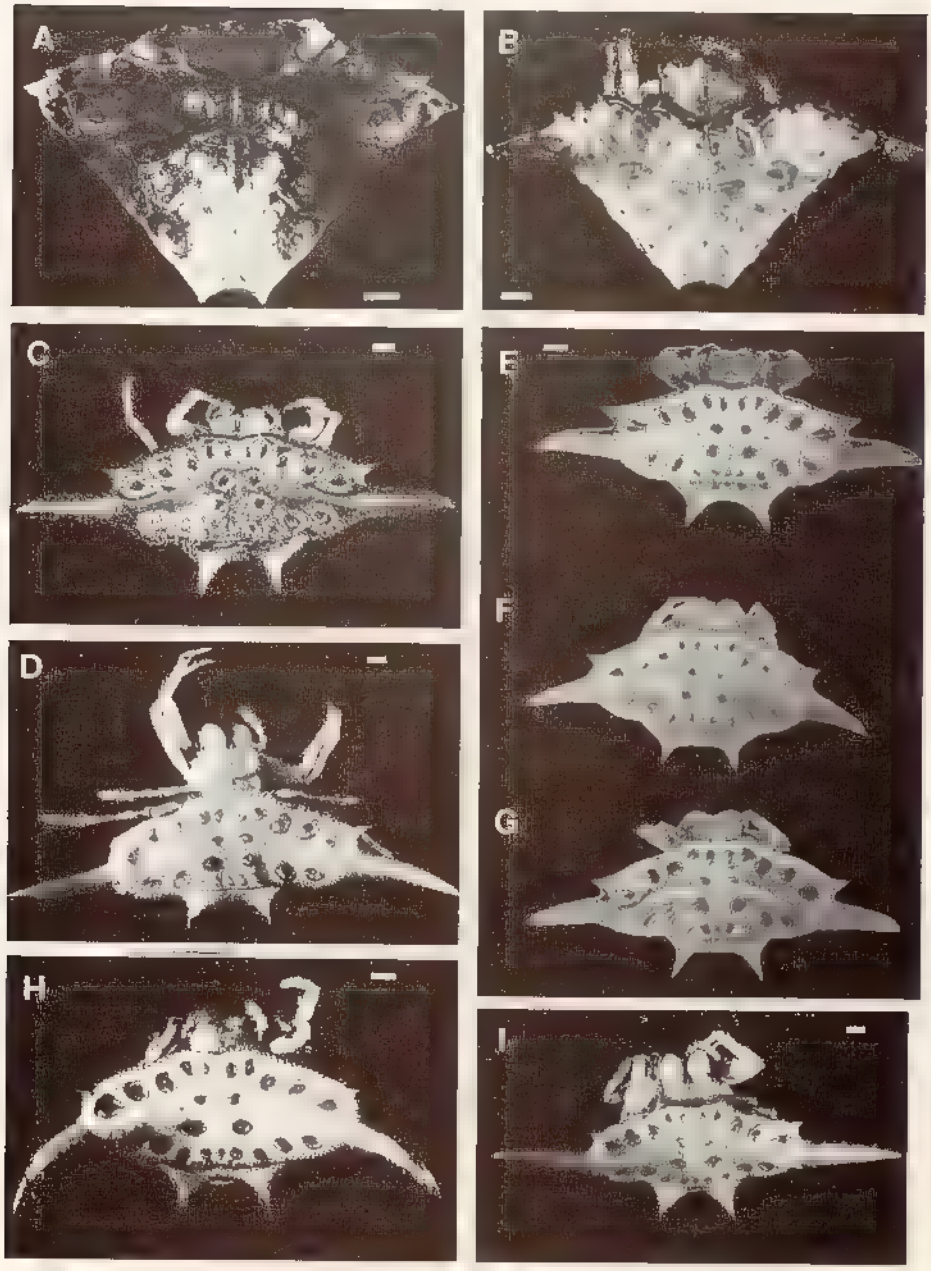
Variations dans l'orientation des épines 2 chez *G. versicolor formosa*

H. Epines 2 très recourbées (*CEM 2024*, Périnet, *M. Emerit*, 13.VIII.1962).

I. Epines 2 droites (*CEM 2645-1*, Angavokely, *B. Charezieux*, 1.VII.1966).

(femelles adultes ; segments d'échelle représentant 1 mm).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 8

Toiles de Gastéracanthes malgaches

A. *Gasteracantha sanguinolenta mangrovae* sur sa toile défaite et réduite aux fils radiaires, ornementés de lignes de gros flocons de soie ; mangrove de Nosy Be.

B. Toile de *Gasteracantha thorelli*. Nosy Be, forêt de Lokobe. Noter les deux stabilimentums.

C. Toile d'*Isoxya reuteri* (21 rayons, 26 à 27 tours de spire, rayon total : 7,5 cm). Noter le grand nombre de rayons par rapport à la taille de l'animal, qui est au centre de sa toile, et la présence de deux stabilimentums opposés. Forêt de Lokobe.

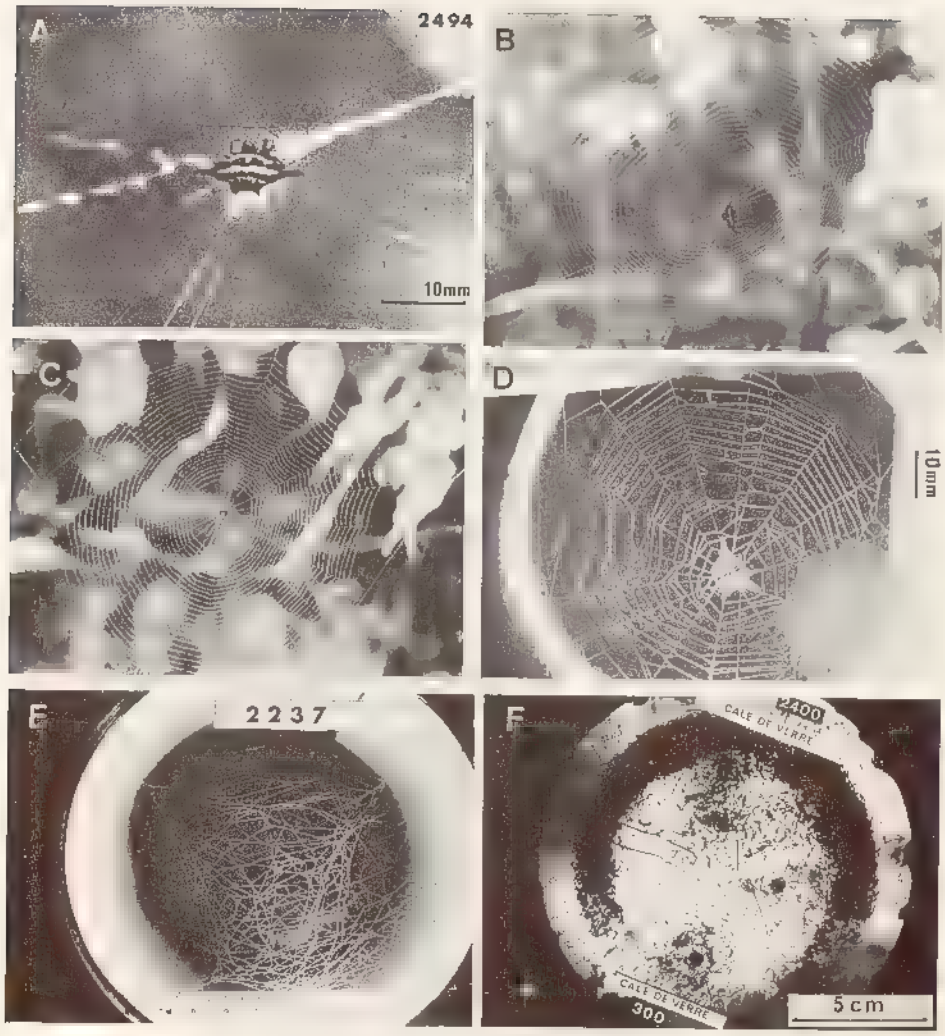
D. Nymphe V1 d'élevage de *Gasteracantha versicolor formosa* ayant tissé une toile tératologique sans aire libre dans une boite de pétri horizontale de 9 cm de diamètre.

E. *Gasteracantha versicolor formosa*. Femelle mûre *CEM 2237*. Elevage. Toile tératologique sans spire géométrique.

F. Mise en évidence du phototropisme de *Gasteracantha versicolor formosa* (femelle adulte *CEM 2255*).

2400,300 : intensités lumineuses (en lux) dans la direction de la source lumineuse et en sens opposé. Disque de verre enduit de noir de fumée, sur lequel se déplace l'animal. Les zones où le noir est enlevé apparaissent en noir (image négative).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 9

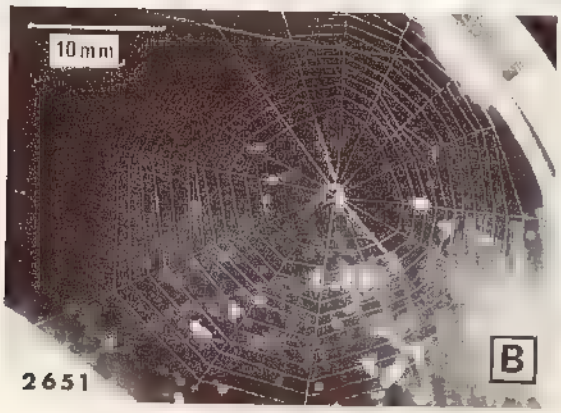
A. Toile de *Gasteracantha versicolor formosa*. Femelle adulte, Tananarive (élevage en plein air).

M : moyeu et animal au repos ;
L : aire libre ;
R : rayon ;
C : zone captrice ;
S : fil du cadre secondaire ;
P : fil du cadre primaire, orné de flocons de soie.

(rayon total : environ 10 cm).

B. Deuxième nymphe de *Gasteracantha versicolor formosa* d'élevage, photographiée au repos, au centre d'une toile horizontale portant deux stabilimentums opposés.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 10

Opercules de cocons de *Gasteracanthinae*

A. *Gasteracantha versicolor formosa* (*CEM 2650*, Angavokely, élevage à Montpellier).

B. *Gasteracantha thorelli* (*CEM 2522*, Nosy Be, 7.VI.1965).

C. *Gasteracantha sanguinolenta bigoti* (*CEM 2364*, Tuléar, ponte le 22.IV.1965).

D. Autre opercule de la même espèce (*CEM 2366*, Tuléar, ponte le 23.IV.1965).

E. Opercule C, photographié en lumière incidente orange, pour montrer la différence de coloration de la soie du « cimier » : (c).

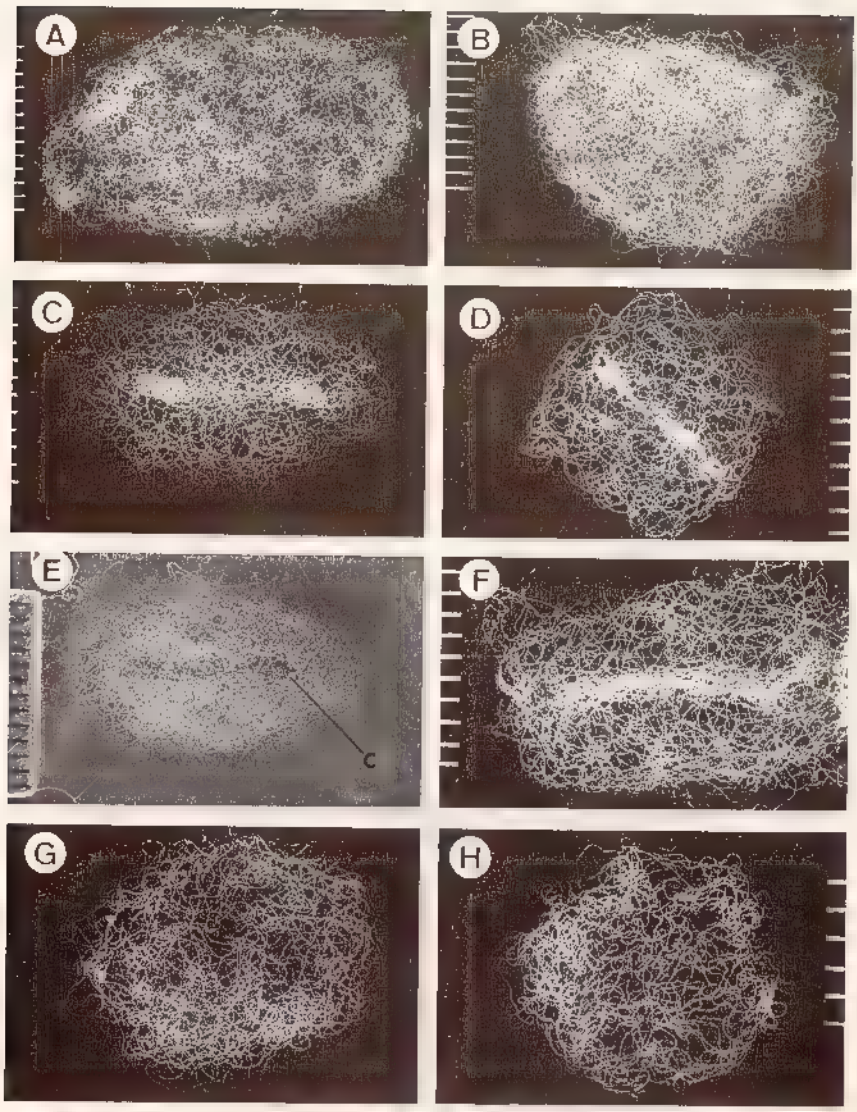
F. *Gasteracantha rhomboidea madagascariensis* (*CEM 1989*, Périnet, 5.III.1964).

G. *Isoxya reuleri* (Nosy Be) (même échelle que H).

H. *Madacantha nossibeana* (Nosy Be).

(récolteur : M. EMERIT ; échelles en mm).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11

Appariement de *Gasteracantha versicolor formosa* (élevage à Montpellier, XII.1967).
A. Vue frontale. — B. Vue latérale ;

M : opisthosoma du mâle ;
S : P_4 du mâle tenant le fil de rappel R ;
T : tubercule génital de la femelle ;
F : filières de la femelle.

C. Ponte de *Gasteracantha versicolor formosa* récoltée sur le terrain (*CEM 2064*, Angavokely, *M. Emerit*, 15.XI.1963), longueur : 2 cm ; sur une écorce d'Eucalyptus.

Source : MNHN, Paris

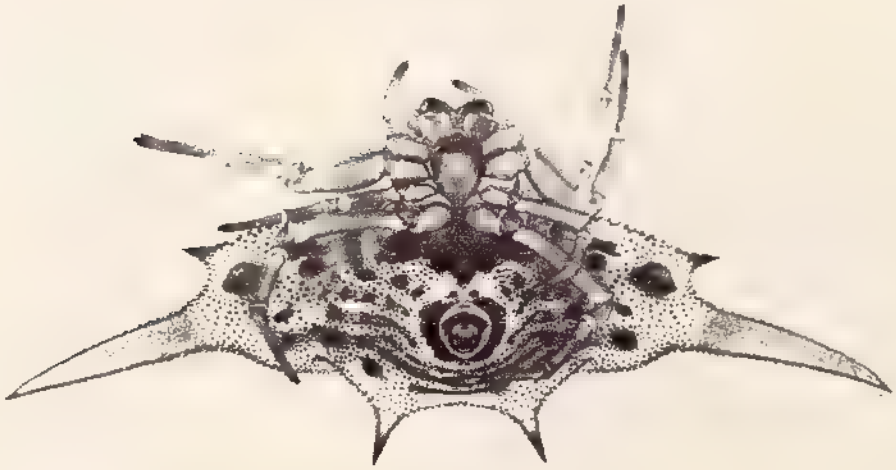
BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 12

Femelle adulte de *Gasteracantha versicolor formosa* (faces dorsale et ventrale) ; *CEM 2530*, forêt d'Analamazaotra (Périnet), *J. Millot*, 1946.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX MORPHOLOGIQUE

(les paginations des figures sont en italiques)

a'b' : *14*, 17.
apophyse fémorale : 24, *36*, 37.
apophyse médiane : 16, 26, 31 (clé des genres); 47, 54 (*Isoxya*) ; 62 (*Acrosomoides*) ; 75, 107 (*Gasteracantha*).

bourses copulatrices : *15*, 17, *56*.
bulbe copulateur : 16 (orientation) ; 23, 24 (montage) ; 26 ; *36* (*Augusta*) ; *46* (*Isoxya*) ; *60* (*Thelacantha*) ; *69* (*Madacantha*) ; *76* (*Gasteracantha*).

chélicères : 16, 25.
cimier : 24, 160, *205*.
cocon : 24, 146 et suiv., 158 et suiv., *205*, *207*.
collections utilisées : 10, 11, 12 ; 12 (mâles existants).
conducteur : 16, *46*, *60*, *69*, *76*, *92*, 109.
crochet : 15, *15*.
cymbium : 26.

dentaire (formule) : 35 (*Augusta*) ; 45, 47, 50, 53, 54, 56 (*Isoxya*) ; 62 (*Acrosomoides*) ; 73, 74, 81, 83, 84, 87, 89, 93, 102, 105, 112, 114 (*Gasteracantha*).
dents : 16, 25.
développement postembryonnaire : 16, 17, 123, 137.
dimorphisme sexuel : 16, 17, 26, 31 (*Gasteracantha*) ; 37 (*Augusta*) ; 41 (*Isoxya*) ; 60 (*Thelacantha*) ; 61 (*Acrosomoides*) ; 68 (*Madacantha*) ; *77*, *189*.

embolus : 16, 32 (clé des genres) ; *36*, *46*, 47, 54 (*Isoxya*) ; *60* (*Thelacantha*) ; 62 (*Acrosomoides*) ; *69* (*Madacantha*) ; 76 (*Gasteracantha*).
épigyne : 15, *25* (*Gasteracantha versicolor*) ; 17, 23 (montage) ; *38* (*Augusta*) ; *45*, *50*, *53*, *56* (*Isoxya*) ; *60* (*Thelacantha*) ; *65* (*Acrosomoides*) ; *68* (*Madacantha*) ; *79*, *82*, *84*, *87*, *95*, *96*, *99*, *102*, *106*, *108*, *110*, *112*, *115* (*Gasteracantha*).
épines (mécanoréceptors) : 16, 17, 25, *77*.
épines opisthosomiennes : *14*, 15, 17, 20, 21, 23, 26, *34*, *111*, 120 et suiv., *195*, *199*, *209*.

filières tubuleuses : 14, 23, 26, *64*, *209*.

lames maxillaires : 13, 25.
larve : 16, 137 et suiv.

L_1, L_2, L_3, L_x, L_{y1}, L_{y2} : *14*, 20, 21.
L_{th}, l_{th}, L_{st}, l_{st} : 20.

musculature opisthosomienne : 14, 21, 35, *195*.
muséums (désignations abrégées des) : 10.

nymphe : 16, 17, 138 et suiv.

opisthosoma : 13, *14*, 26, 117, *195*, *209*.

paracymbium : 26, 31, *36*, 37 (*Augusta*) ; 107 (*Gasteracantha*).
pattes (nomenclature des) : 16, 18, 25, 26, *77*.
pièce labiale : 13, 25.
poils : 16 (coniques, dressés) ; 16, 32, 37, *77* (en radioles) ; 16, 32, 69, 70 (en fer de sagaie).
prosoma : 13, 25.

régression (formule de) : 19, 20.
réseau structural : *14*, 21, 22, 35, *39*, *42*, *70*, *72*, 122, 123.
rostre (r) : 20.

s_5s_6 : *14*, 21, 74 (rapport L_2/s_5s_6 des *Gasteracantha*).
scutum : 13, *14*, 26, *111*.
sigilles, sigillotaxie : 14, *14*, 17, 21, 22, 26, *34*, 35, 41, 47, 122, *195*.
spinotaxie des mâles : 37 (*Augusta*) ; 62 (*Acrosomoides*) ; 70 (*Madacantha*) ; 75, *77*, 86, 88, 93, 105, 107, 114 (*Gasteracantha*).
sternum : 13, 25, *36*.

tergum (prosomien, opisthosomien) : 13.
toile (nomenclature de la) : 26, 130 et suiv., *201*, *203*.
trapèze médian : *14*, 18.
trichobothries, trichobothriotaxie : 16, 22, 23, 26, 40 (*Gastroxyini*) ; 73, 74, *77*, 82, 83, 86, 88, 89, 113, 116 (*Gasteracantha*).
tubercule génital : 14, 23, 41, *64*, 145, *195*, *207*.

vulve : 15, *15*, *56*.

x, y_1, y_2 : *14*, 17.

yeux (nomenclature des) : 13, 25.

Source : MNHN, Paris

INDEX SYSTÉMATIQUE

Les groupes supragénériques sont en PETITES CAPITALES ; les genres sont en **caractères gras** ; les synonymes et la pagination des figures sont en *italique* ; les noms des nouveaux taxa décrits sont précédés d'un astérisque*.

---

abyssinica (Gasteracantha) : 78.
Acrosoma : 71, 132.
Acrosomoides : 30, 32, 61, 70, *80*, 121, 145, 156 et suiv., *168*.
acrosomoides (Acrosomoides) : 12, 30, 61 et suiv., *63*, *64*, *65*, *70*, 71, 119, 126, 152, 153, 157, 162, *168*, 173, *179* (*Gasteracantha*) : 61.
Actinacantha : 29.
Aetrocantha : 30, 71, 122.
Afracantha : 29, 41.
alba (*Gasteracantha*) (*Isacantha*) : 57, 117.
alluaudi (Gasteracantha) : 91, 94.
* andrefanae (Gasteracantha sanguinolenta) : 12, 74, 81, 83 et suiv., *84*, 119, 154, 163, 164, 165, 171, *172*, *193* ; (G. *rhomboidea*) : 83.
Aranea (cancriformis) : 7.
ARANEIDAE (ou ARGIOPIDAE) : 25, 149 et suiv., 161.
arcuata (Macracantha) : 120.
Arcyidae, *Arcyinae* (ou *Arcyeae*), Arcys : 33, 38.
Athelacantha : 30, 71.
Augusta : 28, 31, 32 et suiv., 118, 158, *168*.
Austracantha : 29.
* avaratrae (Gasteracantha versicolor) : 12, 74, 109, 110, *111*, *112*, 115, 119, 121, 123, 162, 169, *174*, *195*.

batesi (Afracantha) : 70.
* benoiti (Gastroxya) : *38*, 39, 40.
* bigoti (Gasteracantha sanguinolenta) : 12, 74, 75, *76*, 81, 84 et suiv., *85*, *87*, 119, 123, 152, 155, 157, 160, 169, 171, *172*, 173, *193*, *205* ; (G. *rhomboidea*) : 84.
borbonica (*Gasteracantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.
brevispina (Thelacantha) : 12, 57 et suiv., *58*, *60*, 70, *70*, 117, 118, 122, 132, 140, 156, 157 ; (*Gasteracantha*) (*Plectana*) (*Stanneoclavis*) : 57.

camerunensis (Afracantha) : 29, 61, 70, 162.
cancriformis (Gasteracantha): 130 à 134, 140, 149 ; (*Aranea*) : 71.
canningensis (*Gasteracantha*) (*Isacantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.
chaperi (*Gasteracantha*) : 61.
cicatricosa (Isoxya) : 48, 55, 162 ; (*Gasteracantha*) : 41.
* clarki (Gasteracantha) : 12, 30, 72, 101 et suiv., *101*, *102*, 121, 173 ; (G. *rhomboidea*) : 101.
Collacantha : 71.
* comorensis (Gasteracantha rhomboidea) : 12, 74, 91, 95 et suiv., *96*, 99, 118, 119, 165, *172*, 173, *191* ; (*Gasteracantha*) : 90, 91, 95 ; (*Pachypleuracantha*) : 95.
cowani (Isoxya) : 12, *42*, 43, 49 et suiv., *49*, *50*, *56*, 118, 122, 153, 163, *170*, *187*, *189* ; (*Gasteracantha*) : 49.
crucimaculata (Hypsacantha) : 162.
curvispina (Gasteracantha) : 121, 123.

diardi (Gasteracantha) : 120.

Encyosaccus 8, 28.
ensifera (Gasteracantha) : 78, 103.
Epeira (gracilis) : 71.

falcicornis (Gasteracantha) : 107, 108, *108*, 109, 111, 121, 123, 162, 169, *195*.
falkensteini (Aetrocantha) : 30, 41, 122.
flavida (*Gasteracantha*) (*Plectana*) (*Stanneoclavis*) : 57.
* formosa (Gasteracantha versicolor) : 12, *14*, *15*, 20, *72*, 74, 75, *76*, *77*, 103 et suiv., *104*, *106*, 107, *111*, 117 et suiv., 125 et suiv., *147*, 159, 164 et suiv., *174*, *191*, *193* et suiv. ; (*Gasteracantha*) : 19, 103 ; (*Plectana*) : 7, 103.
fornicata (Gasteracantha) : 120.

galeata (*Gasteracantha*) : 41.
GASTERACANTHA : 13 et suiv., 30, 31, 32, 71 et suiv., *80*, 123, 133, 145, 156 et suiv., 163 et suiv., 166, *193*.
* GASTERACANTHINA : 28.
GASTERACANTHINAE (ou *Gasteracantheae*) : 23, 24, 26 et suiv., 132, 145.
* GASTERACANTHINI : 27, 122.
Gastroxya : 28, 38, 39, 162.
* GASTROXYINI : 27, *39*, 40, 122, 123.
globulata (Actinacantha) : 29.
Glyphica : 32.

Source : MNHN, Paris

glyphica (Augusta) : 12, 33 et suiv., *34*, *36*, *38*, *39*, 152, 153, 157, 158, 162, 165, *168*, 173, *189*, *195*, *197*, *199* ; (*Gasteracantha*) : 33.
gracilis (Micrathena) (*Epeira*) : 144.
guttata (*Gasteracantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.

hasselti (Actinacantha) : 29.
HYPSACANTHA : 29.

importuna (Gasteracantha) : 78.
impotens (Gasteracantha) : 78.
* insulicola (Gasteracantha sanguinolenta) : 12, 74, 81 et suiv., *82*, 102, 119, 121, 173, *193*.
Isacantha : 41.
Isoxia, *Isoxiya* : 41.
Isoxya : 29, 32, 41 et suiv., 121, 122, 146, 161, 163, 166, 167, *170*.

krausi (Gastroxya) : 39, *39*, 145.

lancearius (Arcys) : 38.
* legendrei (Gasteracantha sanguinolenta) : 12, 74, 81, *82*, 89 et suiv., 102, 173, *193* ; (G. *rhomboidea*) : 89.
leleupi (Gastroxya) : 39.
lepida (Gasteracantha) : 78, 171.
linnaei (*Plectana*) : 61.
linnei (Acrosomoides) : 61.
lugubris (Austracantha minax) : 118.

Macracantha : 29, 121.
macrura (Gasteracantha) : 78.
maculosa (*Gasteracantha*) : 54 ; (*Isacantha*) : 51.
* **Madacantha** (nossibeana) : 31, 32, 66, 70, 123, 145, 157, 160, *168*.
* madagascariensis (Gasteracantha rhomboidea) : 12, 20, *72*, 74, 75, *76*, 90 et suiv., *92*, *95*, 110. 118, 119, 123, 152, 153, 156, 157, 160, 163, 164, *172*, 173, *191*, *193*, *205* ; (*Gasteracantha*) : 90, 91.
* mahafalensis (Isoxya) : 12, *42*, 43 et suiv., *44*, *45*, *46*, 54, *56*, 155 et suiv., 162, 163, *170*, *187*, *189*.
mammeata (*Gasteracantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.
mammosa (*Gasteracantha*) (*Thelacantha*) : 57, 160.
* mangrovae (Gasteracantha sanguinolenta) : 12, 74, 75, *76*, 81, *82*, 87 et suiv., 119, *165*, *172*, 173, *191*, *201* ; (G. *rhomboidea*) : 87.
mastoidea (*Gasteracantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.
mauricia (*Plectana*) : 90, 97.
mauritia (Gasteracantha) : 96, 97.
mediofusca (*Gasteracantha*) (*Plectana*) (*Stanneoclavis*) : 57, 118.
mengei (Gasteracantha) : 121.
Micrathena : 27, 116, 121, 132, 145.

MICRATHENINAE (ou *Micratheneae*) : 27, 116, 121, 145.
* milloti (Isoxya) : 43, 55 et suiv., *55*, *56*, 163, *170*, 173, *187*.
milvoides (Gasteracantha) : *104*, 107 à 109, *108*, 121, 123, 162, 169.
minax (Austracantha) : 29, 118, 132, 145 156, 158 ; (*Gasteracantha*) : 118.
molesta (Gasteracantha) : 78.
mossamedensis (Isoxya) : 48, 54, 61, 122.
mucronata (Isoxya) : 55, 122.

nana (Gasteracantha) : 78.
nigripes (Gasteracantha) : 12, 91, 97, 99, *100*, 118.
nordviei (Togacantha) : 29.
* nossibeana (Madacantha) : 12, 66 et suiv., *67*, *68*, *69*, *70*, 117, 153, 156, 159, *168*, 173, *187*, *205* ; (*Gasteracantha*) : 66, 91.

observatrix (*Gasteracantha*) : 57.
occidentalis (Gasteracantha) : 78.
ornata (Gasteracantha) : 78.

Pachypleuracantha : 18, 71, *80*, 121, 160.
papilionacea (Augusta) : 33.
peccans (Gasteracantha) : 90, 97.
penizoides (Isoxya) : 122.
pentagona (Actinacantha) (*Stanneoclavis*) : 57.
petersii (Gasteracantha) : 109, 110, 111, 167.
Plectana : 7, 71.
Pleuracantha : 71.
Pronous : 26, 27, 115, 116.

radiata (Gasteracantha) : 78.
reuteri (Isoxya) : 12, *42*, 43, 51 et suiv., *52*, *53*, *56*, 117, 153, 156, 157, 159, 163, *170*, 173, *187*, *189*, *201*, *205* ; (*Isacantha*) (*Gasteracantha*) : 51.
rhomboidea (Gasteracantha) : 12, 73, 90, 97, 161, 166, *172*, 175 ; (*Pachypleuracantha*) : 97.
* rhomboidea (Gasteracantha rhomboidea) : 12, *72*, 74, 91, 97, *98*, *99*, 118, 119, 121, 123, 173, *191*.
roseolimbata (*Gasteracantha*) (*Plectana*) (*Stanneoclavis*) : 57, 118.
rufithorax (Gasteracantha) : 12, 73, 91, *96*, 97, 99, *100*, 117, 118, 121.

sanguinolenta (Gasteracantha) : *72*, 73, 75, 77 et suiv., *79*, *80*, 82, 91, 119, 123, 161, 166, 167, *172*, 173.
sanguinolenta-rhomboidea (lignée) : 23, 24, 101, 160, 167, *172*, 173.
scapha (Gasteracantha) : 73, 78, 103.
schoutedeni (Gastroxya) : 28, 39, 40.
schweinfurthi (Gasteracantha) : 78.
semiflava (Isoxya) : 55, 122, 162.

Source : MNHN, Paris

sepulchralis (Gasteracantha) : 12, 91, 97, 99, *100*, 118.
seychellae (Gasteracantha *rhomboidea*) : 81.
sodalis (Gasteracantha) : 78, 82.
sola (*Gasteracantha*) : 57.
sparsa (*Gasteracantha*) : 57.
spenceri (Gasteracantha) : 78.
Stanneoclavis : 57.
stuhlmanni (Isoxya) : 47, 48, 55, 162.
suminata (*Gasteracantha*) (*Stanneoclavis*) : 57.

tabulata (Isoxya) : 48, 55, 162.
taeniata (Gasteracantha) : 97, 118.
Tatacantha : 29, 41.
TECMESSINAE (ou *Tecmessae*) : 8.
testudinaria (Isoxya) : 55, 162.
Tetracantha : 71.
tetracantha (Gasteracantha) : 99.
tetraedra (Acrosomoides) : 61, 63, 162.
tetralobus (Pronous) : 116.
theisi (Actinacantha) (*Gasteracantha*) : 144.
Thelacantha : 31, 32, 57, 123, 145.
thorelli (Gasteracantha) : 12, 74, 75, *76*, 111 et suiv., *111*, *113*, *115*, 123, 153, 156, 160, *165*, 169, 173, *174*, *189*, *193*, *201*, *205* ; (*Pachypleuracantha*) : 111.
thorelli (Gasteracantha *formosa*) : 109.
Togacantha : 29, 41, 162.
transversa (Gasteracantha) : 109, 111, 167.
tuberculifer (Pronous) : 27, 115.

versicolor (Gasteracantha) (formes africaines et indienne) : 74, 75, 103 et suiv., *104*, 109, *110*, 121, 123, 161, 166, 167, 175 ; (formes de Madagascar et des îles voisines : voir formosa et avaratrae) ; (*Plectana*) : 7, 103.
versicolor (lignée) : 74, 111, 160.
Vibradellus : 71.

XYLETHRINAE (ou *Xilethreae*) : 8, 27.
Xylethrus : 27.

MUSÉUM PARIS

Source : MNHN, Paris

LA FAUNE DE MADAGASCAR

est publiée par livraisons séparées correspondant chacune à un groupe zoologique. L'ordre de publication est indépendant de l'ordre systématique général.

Adresser toute la correspondance concernant la « Faune de Madagascar » au Secrétaire de la « Faune » : P. VIETTE, 45 *bis*, rue de Buffon, 75005 Paris.

En vente à la Librairie René THOMAS
36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris

Date de publication de ce volume : le 27 août 1974

Fascicules publiés

	F français
I. — Odonates Anisoptères, par le Dr F.-C. FRASER, 1956	**35 F**
II. — Lépidoptères Danaidae, Nymphalidae, Acraeidae, par R. PAULIAN, 1956	**60 F**
III. — Lépidoptères Hesperiidae, par P. VIETTE, 1956.	**30 F**
IV. — Coléoptères Cerambycidae Lamiinae, par S. BREUNING, 1957	**70 F**
V. — Mantodea, par R. PAULIAN, 1957	**30 F**
VI. — Coléoptères Anthicidae, par P. BONADONA, 1957	**40 F**
VII. — Hémiptères Enicocephalidae, par A. VILLIERS, 1958	**30 F**
VIII. — Lépidoptères Sphingidae, par P. GRIVEAUD, 1959	**80 F**
IX. — Arachnides. Opilions, par le Dr R.-F. LAWRENCE, 1959	**30 F**
X. — Poissons des eaux douces, par J. ARNOULD, 1959.	**60 F**
XI. — Insectes. Coléoptères Scarabaeidae, Scarabaeina et Onthophagini, par R. PAULIAN ; Helictopleurina, par E. LEBIS, 1960	**50 F**

Source : MNHN, Paris

Imp. KAPP & LAHURE, 92600 Asnières — 10.1974

Source : MNHN, Paris

Fascicules publiés (suite)

		F français
XII.	— Myriapodes. Chilopodes, par le Dr R.-F. Lawrence, 1960	50 F
XIII.	— Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines, par R. Paulian, 1961	100 F
XIV.	— Lépidoptères Eupterotidae et Attacidae, par P. Griveaud, 1961	60 F
XV.	— Aphaniptères, par le Dr Lumaret, 1962	50 F
XVI.	— Crustacés. Décapodes Portunidae, par A. Crosnier, 1962	50 F
XVII.	— Insectes. Lépidoptères Amatidae, Par P. Griveaud, 1964	60 F
XVIII.	— Crustacés. Décapodes Grapsidae et Ocypodidae, par A. Crosnier, 1965	50 F
XIX.	— Insectes. Coléoptères Erotylidae, par H. Philipp, 1965	35 F
XX(1).	— Insectes. Lépidoptères Noctuidae Amphipyrinae (*part.*), par P. Viette, 1965	50 F
(2).	— *Id.* Amphipyrinae (*part.*) et Melicleptriinae, 1967	70 F
XXI.	— Octocoralliaires, par A. Tixier-Durivault, 1966	70 F
XXII.	— Insectes. Diptères Culicidae Anophelinae, par A. Grjebine, 1966	120 F
XXIII.	— Insectes. Psocoptères, par A. Badonnel, 1967	70 F
XXIV.	— Insectes. Lépidoptères Thyrididae, par P. E. S. Whalley, 1967	50 F
XXV.	— Insectes. Hétéroptères Lygaeidae Blissinae, par J. A. Slater, 1967	30 F
XXVI.	— Insectes. Orthoptères Acridoidea (Pyrgomorphidae et Acrididae), par V. M. Dirsh et M. Descamps, 1968	70 F
XXVII.	— Insectes. Lépidoptères Papilionidae, par R. Paulian et P. Viette, 1968	80 F
XXVIII.	— Insectes, Hémiptères Reduviidae (1re partie), par A. Villiers, 1968	70 F
XXIX.	— Insectes. Lépidoptères Notodontidae, par S. G. Kiriakoff, 1969	80 F
XXX.	— Insectes. Dermaptères, par A. Brindle, 1969	40 F
XXXI.	— Insectes. Lépidoptères Noctuidae Plusiinae, par C. Dufay, 1970	80 F
XXXII.	— Arachnides. Araignées Archaeidae, par R. Legendre, 1970	50 F

Source : MNHN, Paris

Fascicules publiés (suite)

		F français
XXXIII.	— Reptiles. Sauriens Chamaeleonidae, le genre *Chamaeleo*, par E.-R. Brygoo, 1971	**120 F**
XXXIV.	— Insectes. Lépidoptères Lasiocampidae, par Y. de Lajonquière, 1972	**120 F**
XXXV.	— Oiseaux, par Ph. Milon, J.-J. Petter et G. Randrianasolo, 1973	**180 F**
36.	— Mammifères. Carnivores, par R. Albignac, 1973	**150 F**
37.	— Insectes. Coléoptères Carabidae Scaritinae, par P. Basilewsky, 1973	**150 F**
38.	— Arachnides. Araignées Araneidae Gasteracanthinae, par M. Emerit, 1974	**150 F**

Source : MNHN, Paris